

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ АКАДЕМИИ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ЛЕСА

МИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ
И МИКОРИЗЫ
ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД
СЕВЕРА

ПЕТРОЗАВОДСК 1980

Редакционная коллегия
В. И. Шубин (ответственный редактор),
Л. С. Козловская, В. И. Крутов

МИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ И МИКОРИЗЫ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СЕВЕРА

Утверждено к печати Ученым советом
Института леса Карельского филиала АН СССР

Редактор *З. Ф. Кадетова*
Технический редактор *Г. В. Козлова*
Корректор *И. В. Ремизу*

Сдано в набор 21.04.79. Подписано в печать 10.07.80. Е-00459.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Уч.-изд. л. 11,1. Усл. печ. л. 10,6. Заказ № 2327.
Тираж 600 экз. Изд. № 8. Цена 75 коп.

Карельский филиал АН СССР
Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Типография им. Анохина
Управления по делам издательств, полиграфии
и книжной торговли Совета Министров Карельской АССР
Петрозаводск, ул. «Правды», 4

© Карельский филиал АН СССР, 1980.

Введение

Микотрофия является особенностью почвенного питания основных лесообразующих древесных пород таежной зоны. В работах отечественных и зарубежных исследователей показано, что по сравнению с немикоризными сосущими корешками микоризы более активно извлекают элементы питания из слабых почвенных растворов и полуразложившихся органических веществ. Без знания особенностей микотрофии нельзя понять механизма питания древесных растений таежной зоны.

Вопросы микотрофии древесных растений изучались многими исследователями. В нашей стране особенно широкий размах они получили в 1949—1953 гг. в связи с полезащитным лесоразведением. Основное внимание уделялось обеспечению посадок микоризными грибами и разработке оптимальных для микоризообразования агротехнических приемов. Такой характер исследований определялся необходимостью решения практических вопросов лесоразведения с учетом микотрофного питания древесных растений.

В таежной зоне изучению микотрофии растений уделялось значительно меньше внимания. Объясняется это повсеместным распространением микоризных грибов, вследствие чего искусственной микоризации не придается такого значения, какое отводилось ей при лесоразведении в безлесных районах. Однако роль микотрофии в жизни лесов Севера не менее важна. Преобладание почв, бедных подвижными соединениями азота и фосфора, с замедленными процессами минерализации органических веществ и коротким вегетационным периодом обуславливают широкое распространение микотрофных растений в силу их значительных преимуществ в этих условиях, перед немикотрофными. Такое положение обязывает к углубленному изучению этой проблемы с целью выявления путей более эффективного использования микотрофии для восстановления и повышения продуктивности лесов. Начавшаяся в 60-х годах интенсификация лесного хозяйства таежной зоны и особенно

его химизация повысили роль научных исследований в решении практических задач. Возникла необходимость во всесторонней оценке разрабатываемых мероприятий и, в том числе, с точки зрения более успешного использования микотрофии, т. е. создались условия для перехода от признания микотрофии древесных пород Севера к использованию этого свойства в практической деятельности.

Настоящий сборник является первой работой, в которой собраны материалы исследований по различным вопросам микотрофии древесных пород, выполняемых в таежной зоне Европейского Севера. Одна часть статей сборника посвящена изучению биологии и экологии микоризных грибов. При этом значительное внимание уделено изучению взаимоотношений микоризных грибов с грибами других экологических групп и с почвенными беспозвоночными. Мы считаем, что эти исследования очень важны, так как направлены на раскрытие одной из сторон устойчивости древесных пород Севера к корневым патогенам. Вторая часть статей включает исследования морфологии и экологии микориз сосны, особенностей микоризообразования у сеянцев сосны при разных приемах агротехники.

Мы надеемся, что данная работа привлечет внимание специалистов разных направлений и будет способствовать расширению исследований микотрофии древесных пород в условиях Севера.

В. И. Шубин

ВОПРОСЫ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ В СВЯЗИ С ВЗАИМООТНОШЕНИЯМИ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ. ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящей статье рассматривается микотрофия древесных пород в связи со взаимоотношениями микоризных грибов с микрофлорой почв. Такой подход к данной проблеме необходим, так как активность микоризных грибов во многом определяется взаимоотношениями с окружающей микрофлорой от прорастания семян до формирования микоризы. Изучение этих взаимоотношений позволит определить возможности использования микоризных грибов в период до формирования микориз, наметить пути регулирования интенсивности микоризообразования, повысить эффективность искусственной микоризации.

Для выполнения поставленной задачи следует рассмотреть такие вопросы как особенности микоризных грибов, микрофлоры почвы, семян и ризосферы растений, взаимоотношения микоризных грибов с микроорганизмами эдификаторами, роль микориз в защите корней от патогенов и, наконец, определить наиболее перспективные виды микоризных грибов для использования при искусственной микоризации.

Следует указать на отсутствие специальных исследований в данном направлении. Имеющиеся в литературе сведения затрагивают только отдельные стороны рассматриваемого вопроса и часто имеют косвенное отношение, но их обобщение позволит показать сложность возникающих задач и наметить пути дальнейших исследований.

Микоризные грибы. В настоящее время вопрос возникновения симбиоза гриб — высшее растение не имеет однозначного толкования. Подробно существующие точки зрения изложены в работах А. Келли (1952), Н. В. Лобанова (1953, 1971), Н. М. Шемахановой (1962), В. И. Шубина (1973) и А. И. Селиванова (1975). С некоторым упрощением можно выделить два основных взгляда на данный вопрос:

1) сожительство высшего растения с грибом явилось результатом нападения гриба как паразита и контроля за его развитием со стороны растения, выработкой защитных

реакций. Здесь микотрофия рассматривается как частный случай инфекционной болезни растений, а взаимоотношения симбионтов как мутуалистический паразитизм; 2) сапротрофный гриб вступает в симбиоз с высшим растением из-за неспособности конкурировать с почвенными микроорганизмами за питательные вещества. Микотрофия рассматривается как частный случай ризосферных взаимоотношений гриба и растения, а их взаимоотношения как мутуалистический симбиоз.

В обоих случаях общим является переход гриба от сапротрофии к паразитизму. Однако при мутуалистическом паразитизме сапротрофные свойства у микоризных грибов считаются почти утраченными и в основе лежит паразитизм гриба на растении. При мутуалистическом симбиозе паразитизм гриба рассматривается как стадия в период приспособления гриба, внедрившегося в клетки корня, к растению — хозяину до момента, когда взаимоотношения становятся обоюдовыгодными. Гриб не теряет сапротрофных свойств, и в результате симбиоза с грибом растение приобретает черты гетеротрофии.

Из сказанного видно, что в процессе эволюции микотрофии сапротрофный гриб, приспособляясь к новым условиям, приобретает, хотя и в разной степени, свойства грибов-паразитов. Последнее необходимо ему для внедрения в ткани корня и углеводного питания за счет растения — хозяина. В то же время паразитизм гриба относительно и ограничен растением, что обеспечивает устойчивость совместного существования. Биология микоризного гриба изменяется в связи с приспособлением к жизни в новых условиях. Это послужило основанием для выделения микоризных грибов в отдельную экологическую группу.

Однако общность происхождения обусловило то, что между микоризными грибами и сапротрофными или паразитными нет резкой границы. Поэтому некоторые грибы, например, мокруху охристую, ежевик желтый, ежевик пестрый, лаковицу розовую одни исследователи относят к микоризным, а другие к сапротрофам (Шубин, 1973).

Сочетание у микоризных грибов сапротрофных и паразитных свойств должно играть важную роль в их экологии, обеспечивая возможность существования в отсутствии растения-хозяина, затем высокую конкурентную способность в ризосфере растений за использование выделений корней и вирулентность при внедрении в ткани корня.

О длительном сохранении микоризных грибов в почве в отсутствии растений-симбионтов свидетельствуют многочисленные факты о спонтанном микоризообразовании при разведе-

нии леса на нелесных площадях. Однако как осуществляется в этот период углеводное питание грибов не изучалось. Имеются высказывания о возможности использования микоризными грибами простых углеводов, высвобождающихся при разложении клетчатки (Шубин, 1956), или же питания грибов за счет симбиотической связи с несвойственными им растениями. Нельзя исключать и сапротрофию микоризных грибов, хотя вопрос этот является еще спорным. Одни исследователи считают, что различие между микоризными и сапротрофными грибами в разложении органических веществ не качественное, а только количественное (Norkrans, 1950). По мнению других, отсутствие способности использовать сложные углеводы является отличительным свойством микоризных грибов от сапротрофов (Бурова, 1976). Необходимы дальнейшие исследования в этом направлении. Следует отметить, что в природных условиях разложение органических веществ чаще осуществляется комплексно и вполне вероятно участие в нем свободноживущих микоризных грибов. Даже при симбиозе с растением — хозяином не установлено, какую часть потребности в углеводах микоризный гриб удовлетворяет за счет растения, а сколько поступает углеводов из почвы (Пашон, Баржак, 1960).

В отношении многих микоризных грибов приводятся сведения о росте на пнях и валежных стволах. При этом появление грибов на древесине часто оценивается как переход от симбиотрофии к сапротрофии. Этот вопрос специально изучался нами в средней и северной подзонах тайги европейской части СССР. Установлено, что при росте на гнилой древесине микоризные грибы не теряют связи с растением-симбионтом и их не следует относить к ксилотрофам. Подробнее этот вопрос рассмотрен во второй статье настоящего сборника.

Для успешного развития в ризосфере растений до контакта с корнями и образования микориз, гриб должен обладать способностью подавлять или сосуществовать с имеющимися там другими микроорганизмами. Специальные работы по этому вопросу нам неизвестны. Изучение его должно включать выяснения состава микрофлоры семян в период прорастания их и ризосферы формирующихся корней, выявления микроорганизмов эдификаторов и определения взаимоотношений эдификаторов с микоризными грибами.

Микофлора почвы, семян и ризосферы древесных растений

Многие исследователи, изучавшие микофлору подзолистых почв методом разведений, отмечают преобладание в них микроскопических грибов. Наиболее подробно микофлора подзолистых почв рассмотрена в работе Т. В. Аристовской (1965). Преобладание микроскопических грибов, по ее мнению, связано с наличием у грибов мощного ферментативного аппарата и более экономным, по сравнению с другими почвенными микроорганизмами, обменом веществ. Продуцируя органические кислоты, грибы могут разрушать минералы почвообразующих пород, обеспечивая себя и высшие растения элементами питания. Кислообразование микроскопических плесневых грибов Т. В. Аристовская рассматривает как важное средство борьбы за минеральную пищу. Отмеченные физиологические особенности обеспечивают грибам возможность существовать в широком диапазоне концентрации питательных веществ.

В большинстве работ по микофлоре подзолистых, торфяно-глебовых и торфяных почв указывается на господство среди микроскопических грибов представителей рода *Penicillium* (Мехтиев, 1954; Романкова, 1953, 1954; Мирчинк, 1957, 1963; Зименко, 1959; Мишустин, Пушкинская, 1960; Рунов, Валева, 1962; Аристовская, 1965 и др.). Преобладание пенициллов среди плесневых грибов отмечено и в условиях Карелии при изучении микофлоры почв лесных питомников (Шубин, Данилевич, 1971а; Шубин и др., 1971), сплошных концентрированных вырубок (Шубин, Данилевич, 1965) и осушенных болот (Шубин, Данилевич, 1971б). Часто встречаются также аспорогенные формы грибов и реже виды родов *Mucor* и *Trichoderma*.

Т. В. Аристовская (1965), используя метод капиллярной микроскопии в сочетании с изучением культур на специфических плотных средах, установила, что в целинных песчаных и супесчаных подзолистых почвах плесневые грибы выполняют роль эдификаторов. Их биомасса в несколько раз превышает биомассу бактерий. При этом они проникают на всю глубину почвенного профиля. В почвах тяжелого механического состава преобладают бактерии.

Количество плесневых грибов возрастает весной и осенью. В летние месяцы из-за сухости песчаных почв отмечено угнетение грибов. Т. В. Аристовская указывает на совпадение результатов по сезонным колебаниям численности грибов, полученных методом капиллярной микроскопии с наблюдениями, выполненными с помощью стандартных методов. В то же вре-

мя ею отмечено преобладание в микробных пейзажах исследованных почв стерильного мицелия и сравнительно редкая встречаемость спороношения пенициллов и мукоровых грибов.

При использовании метода стекол обрастания (метод Н. Г. Холодного) мы также наблюдали преобладание стерильного мицелия. В отличие от Т. В. Аристовской (1965), мы считаем, что значительная часть учитываемого нестерильного мицелия принадлежит высшим грибам, на преобладание которых в лесных почвах указывают В. Я. Частухин, М. А. Николаевская, 1969; Е. В. Рунов, С. А. Валева, 1962.

Отсутствие методов исследований не позволяет пока оценить отдельно численность в почве микроскопических и высших грибов. Об обилии в почве высших грибов судят по результатам учета карпофоров или же, используя некоторые морфологические признаки, подсчитывают количество встречающихся гиф. общепринятые в почвенной микробиологии методы позволяют оценить относительную встречаемость только низших грибов. Получаемые в обоих случаях данные очень условны. В то же время, имеющиеся материалы свидетельствуют об исключительно широком распространении в лесных почвах микроскопических грибов и их роль в превращении органо-минеральных соединений исключительно велика.

Немаловажное значение имеют низшие грибы как антагонисты патогенных почвенных грибов. По данным В. И. Шубина (1956), грибы рода *Penicillium* являются одной из важных причин слабого распространения патогенов рода *Fusarium* в почвах вырубок. В. А. Дымович (1968) установила, что среди пенициллов антигрибными свойствами в основном обладают представители секции *Asymmetrica*. Как раз виды этой секции доминируют в почвах таежной зоны (Сизова, 1977). Исследования В. А. Дымович (1968), В. И. Бялай (1977) показали, что многие почвенные грибы образуют антибиотики против фитопатогенных бактерий. Причем антибиотические вещества против патогенных грибов образуют только некоторые виды пенициллов. Согласно данным О. О. Берестецкого и С. П. Надкричного (1977), в дерново-подзолистых и торфяно-глебовых почвах Украины пенициллы являются главными продуцентами фитотоксинов. Ю. В. Титов (1969), изучая причины слабого роста чистых еловых молодняков в средней подзоне тайги, пришел к выводу, что это связано с токсикозом почвы продуктами метаболизма грибов рода пенициллиум.

Таким образом, кроме участия в почвообразовательном процессе, низшие грибы и особенно пенициллы играют важную роль в регулировании взаимоотношений с другими микроорга-

низмами почвы, в том числе патогенными для растений, а также оказывают токсическое влияние на высшие растения.

На поверхности и в оболочках семян древесных растений обычно присутствуют грибы в виде спор мицелия или фрагментов гиф. Преобладают сапротрофы, но часто встречаются и паразиты. Среди грибов сапротрофов нередко антагонисты паразитных грибов. Состав микофлоры семян связан с их состоянием. По данным Блумберга (Bloomberg, 1966), у пихты дугласовой на семенах с высокой энергией прорастания преобладал *Trichoderma viride*, тогда как с низкой — *Rhizopus* sp. Многие сапротрофные грибы могут поражать семена во время хранения, чему способствует повышенная влажность и плохая аэрация.

С момента попадания семян в почву около них из микроорганизмов семян и почвы формируется специфическая микрофлора, получившая название микрофлоры спермосферы. Активность ее возрастает при набухании и, особенно, прорастании семян. Увеличение густоты посева семян хвойных древесных пород в лесных питомниках сопровождается возрастанием численности грибов спермосферы (Мордась, Шубин, 1971). Большая часть грибов спермосферы представлена пенициллами. Очевидно, гифы проникают и под оболочку, так как стерилизация семян часто не позволяет освободиться от грибов.

Исследования Л. С. Львовой (1965) показали, что многие плесневые грибы, в том числе пенициллы, вырабатывают вещества, подавляющие прорастания семян растений вследствие интоксикации зародыша продуктами обмена. По данным Т. Г. Мирчинк (1957), в дерново-подзолистых почвах наиболее токсичными для семян растений являются вещества, вырабатываемые пенициллами. Наши наблюдения также показывают, что чаще снижение всхожести семян хвойных древесных пород связано с деятельностью пенициллов (Шубин, 1956). А. И. Соколов (1977), изучавший сохранность семян сосны в лесных почвах, установил, что основной причиной потери жизнеспособности семян является развитие на них пенициллов. С увеличением плодородия почвы и численности в ней пенициллов сохранность семян сосны снижается. В его опытах предпосевная обработка семян сосны фунгицидами повысила сохранность и грунтовую всхожесть семян в осенних посевах.

Такая обработка, ограничивая участие микрофлоры семян в формировании микрофлоры ризосферы, может оказать влияние и на микоризообразование. Об этом свидетельствуют полученные нами данные в лесном питомнике с супесчаной почвой. Почву стерилизовали карбатионом, внесенном в августе 1973 г.

из расчета 2 т/га технического препарата. Семена сосны высеяны в начале октября. Перед посевом они были обработаны ТМТД сухим способом из расчета 6 г препарата на 1 кг семян.

Таблица

Влияние обработки семян сосны фунгицидом на микоризность и рост однолетних сеянцев

Вариант опыта	Исследовано, шт.	Микоризность, балл	Распределение сеянцев. %						Средний вес 1 сеянца, мг			
			по обилию микориз, балл			по форме			для варианта	при балле микоризности		
			1	2	3	простые	вильчатые	дважды вильчатые		1	2	3
Контроль (без обра- ботки семян)	189	2,6 2,4—2,8	13	23	64	18	42	40	57,4	49,6	61,4	58,0
Семена обрабо- ваны ТМГД	169	2,9 2,7—3,0	3	5	92	3	37	60	78,1	—	63,0	79,3

Примечание. Числитель — средняя величина, знаменатель — крайние величины.

Обработка семян фунгицидом повысила интенсивность образования микориз у однолетних сеянцев сосны (см. табл.). Большее количество дважды вильчатых микориз в посевах обработанными семенами свидетельствует о более раннем начале образования микориз. В контроле микоризы были разнообразнее, тогда как в опыте преобладали светло-коричневые с гладкими чехлами микоризы. Уменьшение разнообразия микориз после обработки семян фунгицидом можно объяснить обеднением состава грибов-симбионтов. Это может быть вызвано как подавлением микрофлоры семян, так и селекционирующим влиянием фунгицида на микрофлору почвы.

Обработка семян фунгицидом усилила рост сеянцев. При этом увеличение обилия микориз от 2 до 3 баллов (при оценке в 3 балла больше половины корневых окончаний являются микоризными) в контроле не оказало положительного влияния на рост сеянцев, в опыте же вес сеянцев увеличился на 26%. Такое улучшение роста можно объяснить возрастанием положительной роли микотрофии через более раннее формирование

микориз, а также участие в формировании микориз более эффективных симбионтов.

Результаты опыта подтверждают высказанное ранее положение об участии микрофлоры семян в формировании микрофлоры ризосферы. Кроме того, экспериментально показано, что в условиях таежной зоны предпосевная обработка семян может быть использована для усиления роли микотрофии при выращивании семян древесных пород.

Общепризнано увеличение количества микроорганизмов около корней высших растений, получившее название «ризосферный эффект». Выделяют три основные зоны концентрации микроорганизмов: почвенная ризосферная микрофлора — микроорганизмы расположены в 1-сантиметровом слое почвы вблизи корней; почвенная прикорневая микрофлора — микроорганизмы заселяют слой почвы толщиной 1—2 мм, плотно прилегающий к корням; корневая микрофлора — микроорганизмы расположены на поверхности корней и внутри тканей корня (Литвинов, 1967).

Изучению микрофлоры ризосферы древесных растений посвящено значительное количество работ. Установлено, что в ризосфере всех исследованных растений общее количество микроорганизмов во много раз больше, чем вне ее. При этом качественный состав микроорганизмов зависит от вида растения, его возраста, сезона года, а также от метеорологических условий. Так, в ризосфере березы микрофлора обильнее и разнообразнее, чем в ризосфере ели (Егорова, Рагуотис, 1968). Численность грибов в ризосфере хвойных обычно выше, чем в ризосфере лиственных древесных пород (Каримбаева, Сизова, 1976). Количество грибов в ризосфере березы увеличивается с возрастом дерева (Сизова, Итакаева, 1956). По данным З. Е. Тихоновой (1966), в ризосфере сосны максимальное количество бактерий и актиномицетов содержится в летние месяцы, а грибов — в осенние.

Значение микрофлоры семян древесных растений в формировании микрофлоры ризосферы специально не изучалось. Е. И. Ермаков и Ю. М. Возняковская (1966) установили, что при выращивании сельскохозяйственных растений на гидропонике микрофлора семян является основным источником микроорганизмов, формирующих ризосферную микрофлору. Очевидно, аналогичную роль будет выполнять спермосфера семян древесных растений в формировании микрофлоры ризосферы при выращивании их на стерильных субстратах. Результаты приведенного нами ранее опыта свидетельствуют о том, что роль микрофлоры семян сосны в формировании микрофлоры ризо-

сферы семян проявляется и при частичной стерилизации почвы. То есть формирование микрофлоры ризосферы растений будет происходить из представителей микрофлоры семян и почвы. Сведений о видовом составе грибов ризосферы древесных растений для таежной зоны сравнительно не много. В большинстве работ отмечается преобладание среди грибов представителей родов *Penicillium* (Трибунская, 1955; Сизова, Итакаева, 1956; Тихонова, 1966; Каримбаева, Сизова, 1976). Микроскопические грибы почвы и ризосферы в лабораторных опытах Н. М. Шемахановой (1962), Н. В. Мантуровской и Т. П. Сизовой (1967) задерживали рост корней всходов сосны, растущих на агаровой среде.

Значительно меньше сведений по микрофлоре прикорневой и корневой зон. При выделении нами микоризных грибов из микоризных окончаний хвойных древесных пород большинство посевов было «загрязнено» видами рода *Penicillium*, в меньшей степени *Mucor* и *Trichoderma*. Отмывка микоризных окончаний в стерильной воде не обеспечивала освобождения от сопутствующих микромицетов. Очевидно, плесневые грибы очень тесно соединены с поверхностью микоризных окончаний.

В то же время у эктотрофных микориз происходит изоляция корневых окончаний последнего порядка от почвы и корневые выделения не поступают непосредственно в почву, что не может не отразиться на корневой и прикорневой микрофлоре. Так, согласно исследованиям А. Фонтана и А. Луппи (Fontana, Luppi, 1966) грибные популяции на поверхности микориз отличаются от таковых на поверхности немикоризных окончаний. При этом отмечена специфичность микрофлоры у разных типов микориз. Доминик и Майхровиц (Dominik a. Majchrowicz, 1967) выделили с поверхности бугорчатой микоризы семян *Pseudotsuga taxifolia* 23 вида грибов. По их мнению наружный слой мицелиального чехла бугорчатой микоризы является синузией почвенной микрофлоры и образует постепенный переход между эктотрофной микоризой, микоризосферой и почвенной ризосферной микрофлорой. Освальд и Ферхау (Oswald, Ferchaу, 1968), изучая бактериальные ассоциации микориз хвойных деревьев, обнаружили, что из 51 выделенного вида бактерий 22 были связаны только с микоризами, 7 с немикоризными окончаниями корней и 22 с теми и другими. Бактерии хорошо росли на средах с глюкозой, что указывает на их способность конкурировать с микоризным грибом в использовании углеводов. Исследования Рамбелли (Rambelli, 1973) также показали, что эктомикоризам древесных растений свойственна специфическая микоризосфера из почвенных микроорганизмов.

Рамбелли (Rambelli, 1970) выделил из ризосферы корней сосны и из микоризного чехла бактерии, обладающие способностью фиксировать азот атмосферы. Активность бактерий возрастала под влиянием метаболитов *Suillus luteus*. Ричардс (Richards, 1973) обнаружил, что в ризосфере хвойных пород имеются аэробные и анаэробные микроорганизмы, способные фиксировать азот атмосферы. Приведенные данные указывают на возможное косвенное участие микориз в фиксации азота через взаимоотношения с микрофлорой ризосферы.

В свою очередь около отходящих от микоризного чехла гиф формируется специфическая среда, обуславливающая развитие определенных микроорганизмов. Эти группировки микроорганизмов предложено назвать гифосферой. Состав гифосферы определяется взаимным обменом веществ, приспособленностью к особенностям роста и форме гиф «хозяина». Наличие бактерий на гифах микроскопических грибов подзолистых почв отмечено в работе Т. В. Аристовской (1965). Очевидно, микрофлора гифосферы свойственна и мицелию микоризных грибов (свободноживущему и в симбиозе с растением). Возможно, что в ее состав входят симбиотические виды. О существовании таких связей свидетельствует плохой рост многих микоризных грибов в чистой культуре, трудность освобождения культур микоризных грибов от сопутствующих микроорганизмов, а некоторые микоризные грибы могут расти только в присутствии бактерий (Froidеваux, 1972). Микрофлора гифосферы микоризных грибов совершенно не исследована.

Изучение микроорганизмов микоризосферы и гифосферы важно и для практических целей. В частности оно необходимо для повышения эффективности искусственной микоризации, а также создания комплекса микроорганизмов из представителей различных физиологических групп. Последнее осуществляется пока чисто эмпирическим путем. Так, Ралстон и Мак Брайде (Ralston, Mc Bride, 1976) получили хороший результат от подкормки сеянцев сосны бактериями, превращающими труднодоступный растениям фосфор в легкодоступный, но условия распространения бактерий в почве и ризосфере сеянцев остаются невыясненными.

Из приведенных материалов видно, что в почвах таежной зоны среди микроскопических грибов преобладают пенициллы. При высокой их численности на семенах или в почве на глубине заделки семян и благоприятных внешних условиях пенициллы могут снизить сохранность семян и уменьшить их грунтовую всхожесть. Преобладание пенициллов в ризосфере растений до формирования микориз, видимо, играет положительную роль,

так как может ограничивать распространение корневых патогенных грибов. В то же время взаимоотношения микроскопических почвенных грибов с микоризными в ризосфере до образования микориз не изучались. Изучение этих взаимоотношений важно для научного обоснования приемов микоризации и должно проводиться с учетом наиболее перспективных из них.

Рассмотрим вопрос использования микоризных грибов в период до образования микориз. Микоризный материал может быть внесен перед или одновременно с посевом семян. В этом случае возможно влияние микоризного гриба на сохранность и прорастание семян непосредственное или же косвенное, через воздействие на микрофлору спермосферы. Отсюда возникает необходимость изучения возможности использования искусственной микоризации для предупреждения отрицательного влияния плесневых грибов, в первую очередь пенициллов, на прорастание семян и поражения корней всходов патогенными микроорганизмами. В связи с этим важно изучить, не будут ли используемые для микоризации грибы сами отрицательно влиять на сохранность семян в почве и на их грунтовую всхожесть. И затем следует выяснить способность микоризных грибов оказывать хотя бы фунгистатическое влияние на пенициллы и корневые патогенные микроорганизмы.

Сведений о влиянии микоризных грибов на сохранность семян древесных растений в литературе нами не встречено. Влияние микоризных грибов на прорастание семян и рост всходов рассмотрено в работах Н. М. Шемахановой (1962) и Гогалы (Gogala, 1971). В опытах Н. М. Шемахановой культуральная жидкость микоризных грибов значительно повышала всхожесть семян сосны, увеличивала массу корней и надземной части всходов. Наибольший эффект получен от *Seposossium graniforme* и козляка. Аналогичное влияние культур микоризных грибов на прорастание семян и рост всходов сосны отмечено в работе Гогалы. Согласно наблюдениям А. И. Соколова, приведенным на стр. 101 данного сборника, сок из плодовых тел большинства микоризных грибов не оказывает отрицательного влияния на всхожесть семян сосны. Д. Г. Мелик-Хачатрян и Д. Г. Абрамян (1969), исследуя влияние водных экстрактов карпоров агариковых грибов на рост проростков кукурузы, установили как стимулирующее (масленок зернистый и поздний, мокруха розовая), так и ингибирующее (говорушка серая, лаковица розовая, рыжик сосновый, рядовка землисто-серая) действие испытываемых микоризных грибов.

Н. М. Шемаханова (1962), отмечая усиленное дихотомическое ветвление корней под влиянием культуральной жидкости

микоризных грибов, пришла к выводу, что при микоризации инокулюм с грибом следует вносить не при посеве, а спустя некоторое время, необходимое для лучшего развития корней 1 и 2 порядков. Однако для решения вопроса о сроках внесения микоризных грибов необходимо учитывать возможность использования их для повышения грунтовой всхожести семян и защиты семян и всходов от патогенных грибов, т. е. необходимы всесторонние исследования роли микоризных грибов в период до образования микориз. Следует заметить, что в лесных питомниках на легких песчаных почвах желательнее иметь у сеянцев более компактную корневую систему. Поэтому ингибирование линейного роста корней и усиление их ветвления под влиянием микоризных грибов в этих условиях может иметь положительное значение.

Из обзора имеющегося материала видно, что по результатам лабораторных опытов влияние микоризных грибов на прорастание семян оценивается в основном как положительное, тогда как на рост корней они оказывают различное действие — от стимулирования до ингибирования. Однако необходимо изучение этих вопросов в полевых условиях, особенно с применением микоризного материала.

Данных о взаимоотношениях микоризных грибов с пенициллами мы не встречали. Наблюдения в лабораторных (Частухин, Николаевская, 1969) и полевых (Егорова, 1968) условиях показали, что базидиальные грибы не оказывают существенного влияния на численность плесневых, среди которых преобладали пенициллы. Мурата (Murata, 1971) отмечает, что рост грибов микромицетов происходит на удалении от «ведьминого кольца», образованного микоризным грибом *Tricholoma fulvocastaneum*. В опытах М. Я. Зеровы и Г. Л. Роженко (1970) отмечено подавление роста *Penicillium cyclosporum* сапротрофами из р. *Marasmius* при их совместном выращивании.

Из немногих приведенных примеров можно сделать вывод, что между пенициллами и микоризными грибами вполне вероятны состояния взаимного ограничения роста, при которых решающее значение будет иметь время освоения субстрата и обилие мицелия к началу взаимоотношений. Перспективны также поиски среди микоризных грибов-антагонистов грибам рода пенициллиум.

Способность к образованию микоризными грибами антибиотических веществ установлена в отношении видов р. фузариум (Froidevaux, 1975), *Phytophthora cinnamomi* (Hepting, 1962; Marx, Davey, 1969; Marx, 1971, 1973) и корневой губке (Huppel, 1968; Крангауз, Гундаева, 1974). Активными накопителями ан-

тибиотических веществ оказались лаковица розовая, масленок поздний, рыжик сосновый (Marx, 1971), моховик желто-бурый (Rypacek, 1960; Huppel, 1968), мокруха еловая (Froidevaux, Amiet, 1974), козляк (Huppel, 1968).

Следует иметь в виду, что в естественных условиях антагонизм микоризных окончаний может быть обусловлен так же микроорганизмами микоризосферы. Фройдеваух (Froidevaux, 1975) выделил из эктомикоризы, образованной у ольхи *Lactarius obscuratus*, сопутствующий гриб — *Aurobasidium pullulans*, обладающий антибиотической активностью к патогенному *Fusarium oxysporum*. Очевидно, в ряде случаев антагонистические свойства микоризных грибов и микориз не будут однозначными из-за специфических свойств микроорганизмов микоризосферы.

Таким образом, перспективно изучение возможностей использования микоризных грибов для ограничения развития в спермосфере и ризосфере древесных растений плесневых и патогенных грибов в период от прорастания семян до массового образования микориз. В этом отношении интересны материалы статьи С. Н. Кивиниеми о взаимоотношениях грибов разных экологических групп, помещенной в данном сборнике.

В настоящее время все больше внимания уделяется роли микориз в защите корней древесных растений от патогенных грибов. Интерес к этому вопросу вызван в основном гибелью насаждений хвойных пород от корневой губки, особенно на старопашотных почвах. Во многих случаях культуры сосны на этих почвах хорошо растут в I классе возраста, а затем начинают гибнуть от корневой губки или других грибов, поражающих корни. Причину такого явления объясняют тем, что в старопашотных почвах из-за отсутствия микоризных грибов патогенные формируют у сосны псевдомикоризы. С увеличением возраста насаждений и обострением конкуренции среди деревьев гриб-симбионт переходит к паразитизму и губит растения (Доминик, 1963а).

Исследования Р. А. Крангауз и Е. И. Гундаевой (1971), Т. П. Короткова (1974) показали, что между зараженностью насаждений сосны корневой губкой и обилием микориз существует обратная зависимость. При этом, на участках со здоровым насаждением микоризы более разнообразны, содержат больше сложных форм, чем на участках, где древостой поражен корневой губкой. Р. А. Крангауз и Е. И. Гундаева (1974) выявили среди микоризных грибов сосны антагонистов корневой губки, которые повысили устойчивость сеянцев и саженцев сосны к патогену.

Наиболее подробно этот вопрос рассмотрен Заком (Zak, 1964). Он считает, что микоризы защищают корни растений от патогенов следующими путями.

1. Через использование углеводов и других веществ, которые могли бы привлекать патогенов.

Корни растений выделяют в почву органические кислоты, углеводы, аминокислоты и биологически активные вещества. Эти выделения используются микоризными грибами до и после формирования микориз. Маркс (Marx, 1971) считает, что через микоризы в ризосферу могут поступать неиспользованные грибом-симбионтом выделения корней, побочные химические продукты гриба-симбионта и веществ, образующихся в результате метаболического взаимодействия партнеров в обменных процессах. Эти поступления, видимо, и определяют условия развития патогенов в ризосфере и их активность.

2. Грибным чехлом, выполняющим роль механического барьера для патогенов.

В сформировавшейся микоризе грибной чехол представлен очень плотно переплетенными гифами, полностью изолирующим клетки корня от почвы. Согласно исследованиям Каталфома и Трепа (Catalfo, Trappe, 1970), в состав клеточных стенок микоризных грибов входят стероиды, которые не обладают антибиотической активностью, но увеличивают прочность микоризных чехлов. Для проникновения через чехол патоген должен обладать специфическими ферментами. Однако из грибов-паразитов корней, обладающих способностью одновременно паразитировать на грибах, очень мало. К таким грибам относится *Hymenoglyphus lactifluorum*, поражающий корни растений и паразитирующий на микоризном грибе *Lactarius piperatus* (Marx, 1971). Маркс экспериментально показал, что эктотрофные микоризы, образованные *Thelephora terrestris*, *Pisolithus tinctorius* и *Cenococcium graniforme*, защищают корни *Pinus echinata* и *P. taeda* от *Phytophthora cinnamomi*, причем проникновение патогена в корень задерживает грибной чехол, а внутрь клеток — и сеть Гартига.

3. Выделением антибиотиков, задерживающих распространение или убивающих патогена.

В микоризах гриб-симбионт получает все необходимое от растения-хозяина и это позволяет ему с наименьшими затратами вырабатывать антибиотические вещества против проникающих в корень патогенов. При этом отмечено повышение устойчивости против инфекции патогеном и у немикоризных окончаний, расположенных рядом с микоризными (Marx, 1971).

Очевидно, в них тоже происходит накопление антибиотических веществ, но механизм их поступления не выяснен.

Литературные данные о способности микоризных грибов к образованию антибиотических веществ были рассмотрены нами раньше.

4. Селекционирующим влиянием на микроорганизмы ризосферы, содержащей антагонистов — патогенов.

По исследованиям Катцнелсона и др. (Katznelson, Rouatt, Peterson, 1963) у *Betula alghaniensis* в ризосфере немикоризных окончаний доминировали виды р. *Pythium*, *Fusarium* и *Cylindrocarpum*, тогда как около микориз преобладали *Mycelium radialis* и другие быстрорастущие непатогенные виды микроскопических грибов и отсутствовали представители родов *Pythium* и *Fusarium*. Эти данные согласуются с нашими выводами о том, что распространение пенициллов в ризосфере сеянцев хвойных пород и в почве вырубок таежной зоны ограничивает рост патогенных видов р. *Fusarium* (Шубин, 1962).

Очевидно, эффективность ризосферных барьеров против проникновения патогенов будет неодинакова у микориз, образованных различными грибами-симбионтами. Такой вывод вытекает из исследований Неал и др. (Neal et al., 1964), установившими различие ризосферных микроорганизмов у разных по морфологии микориз пихты Дугласа.

5. Стимулированием клеток корней к выработке химических веществ-ингибиторов.

Вещества-ингибиторы, которые растения вырабатывают для ограничения проникновения в корень гриба-симбионта, препятствуют также заражению корней патогенами.

Перечисленные механизмы защиты обычно действуют вместе и роль каждого в отдельности определить часто невозможно.

В то же время следует принимать во внимание, что в защите корней от патогенных грибов большая роль принадлежит почвенной микрофлоре и, особенно, ризосферной. Лиственные породы, по сравнению с хвойными, обладают способностью в более короткие сроки накапливать в почве свойственную им микрофлору. Поэтому для снижения гибели культур сосны от корневой гнили на старопашотных почвах рекомендуют в этих условиях создавать смешанные культуры со значительным участием лиственных древесных пород (Grabowski, 1958). Исследования Б. В. Кажемскене и А. П. Василюскас (1974) показали, что в ризосфере сосны, ели и березы, растущих на старых лесных почвах, содержится много микроскопических грибов, задерживающих рост корневой гнили. Они пришли к выводу, что высокая активность корневой гнили в культурах сосны на

старопахотных почвах обусловлена низким содержанием в них микробов-антагонистов.

На основании имеющихся данных можно считать, что защита корней древесных растений от поражения патогенными грибами осуществляется через антагонизм микрофлоры почвы и ризосферы, последним барьером в этой цепи является микориза с ее многообразными защитными функциями. Так, по нашим наблюдениям, поражение корней всходов хвойных древесных пород происходит до массового образования микориз. Основная роль в защите корней от патогенов в этот период принадлежит пенициллам (Шубин, 1962). Поэтому на вырубках всходы сосны и ели чаще погибают от поражения корней патогенными грибами в посевах по минеральным горизонтам, которые бедны антагонистами. Начиная со второго года, когда большинство окончаний корней представлены микоризами, гибели растений от поражения корней патогенами не происходит. Очевидно, изучение способности микориз защищать корни сеянцев от поражения патогенными грибами представляет большой практический интерес. Особенно этот вопрос важен для лесных питомников, где наблюдаются наиболее существенные изменения условий развития как патогенных, так и микоризных грибов в зависимости от применяемых агротехнических мероприятий.

Естественно, что корни растений, как и любой живой организм, обладают собственными средствами защиты. Так, исследованиями Крупа и Нилунда (Krupa, Nyland, 1972) показана способность летучих органических веществ из корней сосны подавлять рост *Pityophthora cinnamomi* и корневой губки. Ими высказано предположение, что органические вещества растения-хозяина играют большую роль в устойчивости корней растений к фитопатогенным грибам.

Поражение корней сеянцев патогенными грибами усиливается при механических повреждениях, наносимых нематодами (Mendes, 1972). При этом нематоды могут разрушать и микоризы (Göbl, 1967). Исследования Риффле (Riffle, 1967) показали, что микоризные грибы различаются по устойчивости к повреждениям нематодами. В его опытах нематоды сильно разрушали мицелий масленка позднего и слабо влияли на культуру *Mycelium radialis atrovirens*. Эти данные указывают на возможность подбора микоризных грибов с повышенной устойчивостью к повреждениям нематодами.

В устойчивости корней и микориз к нематодам может иметь значение микрофлора ризосферы. По исследованиям Н. А. Михтеевой, А. А. Раджабовой, С. Г. Гасановой (1977) на развитие

нематод токсическое влияние оказывают микроскопические почвенные грибы, в том числе пенициллы.

Интересные данные о возможной роли почвенных беспозвоночных с развитием макро- и микромицетов приведены в статье Л. С. Козловской настоящего сборника.

В таежной зоне Европейского Севера выявлено более 200 видов микоризных грибов, симбионтов лесообразующих пород. Поэтому изучение видов с целью использования для искусственной микоризации следует в первую очередь проводить среди наиболее перспективных, отобранных с учетом их связей и экологии.

По нашим наблюдениям, в лесных питомниках таежной зоны европейской части СССР наиболее часто в посевах первого года микоризы образует *Сенососсит гребенчатая*. В посевах второго и старше лет встречаются волоконница гребенчатая, лаковица розовая, петица коричневая, телефора земляная. Очевидно, все они образуют микоризы у однолетних сеянцев, но плодоносят только со следующего года. Принадлежность их к микоризообразователям не является общепризнанной. Многие исследователи относят эти виды к гумусовым сапротрофам, другие — к факультативным микоризным грибам. Синтез микориз с сеянцами древесных растений в асептических условиях осуществлен у лаковицы розовой и телефоры земляной. Позднее на 3—5-е годы появляются такие широкоизвестные микоризообразователи как масленок поздний, зернистый и листовичный, мокруха розовая, свинушка тонкая, моховик зеленый. Карпофоры этих видов значительно крупнее, чем у отмеченных ранее видов, и для их формирования, видимо, необходим более развитый почвенный мицелий и больший возраст растений.

Из зарубежных работ известны исследования Хакскайло (Hacskaylo, 1965) о распространении в питомниках США телефоры земляной среди сеянцев сосны виргинской; Фаззи и Фонтана (Fassi, Fontana, 1965), установивших связь сосны веймутовой с лаковицей розовой, валуем ложным и телефорой земляной в питомниках Италии, а также работа Трепа и Странда (Trappe, Strand, 1969), которые указывают на частую встречаемость среди посевов пихты дугласовой в питомниках США валуя ложного, волоконницы гребенчатой, лаковицы розовой и телефоры земляной.

Широкие исследования микоризных грибов проведены Пахлевским и Пахлевской (Pachlewski, Pachlewska, 1971) в питомниках Польши. Из микориз сеянцев сосны ими получено 194 штамма грибов. Наиболее часто выделялись *Mycelium radialis atrovirens* (60%), масленок поздний (5%), *Сенососсит гребенчатая*

forme (5%), виды рода *Russula* (5%) и семейства *Cortinarius* (7%). Кроме того, были выделены высокоактивные изоляты, систематическое положение которых определить не удалось.

Из приведенных данных видно, что набор микоризных грибов в лесных питомниках довольно ограничен. Из появляющихся в первые годы наибольшего внимания заслуживает лаковица розовая. Этот микоризообразователь наиболее многочислен, что свидетельствует о высокой активности. Вступает в симбиоз почти со всеми лесообразующими породами таежной зоны. Быстро формирует типичные эктотрофные микоризы, обладающие защитными свойствами от поражения патогенными грибами. Сходными свойствами обладает и телефора земляная, но связи ее ограничиваются родом *Pinus*. Кроме того, при массовом образовании карпофоров гриб может вызвать гибель сеянцев от «удушения».

Встреченные на питомниках микоризные грибы характерны для вырубок в период формирования на них молодняков. При этом возрастает относительная численность масленка позднего и мокрухи розовой. Появляется в значительных количествах паутинник коричневый, горькуша, подгруздок белый, строфария Горнеманна и, особенно, козляк. Эти виды также заслуживают внимания, так как являются симбионтами до формирования молодняков. Вполне возможно их участие в образовании микориз у сеянцев в питомниках, но без образования карпофоров. Такое предположение вытекает из исследований Пахлевского и Пахлевской (*Pachlewski, Pachlewska, 1971*), выделивших из микориз сеянцев представителей родов *Russula* и *Cortinarius*, карпофоров которых в питомниках не обнаружены.

Образование микориз у сеянцев древесных пород определяется многими факторами, влияющими на жизнедеятельность гриба (свободно живущего или в симбиозе с растением) и высшего растения. Поэтому в каждом конкретном случае степень микосимбиотрофии древесных растений будет зависеть от внешних условий, в первую очередь, от климатических и почвенных.

Для таежной зоны с низкой температурой и коротким вегетационным периодом характерны заторможенность минерализации органических веществ и преобладание грубогумусных почв, бедных элементами питания, особенно подвижными формами азота. Этот общий фон следует оценивать как благоприятный для осуществления симбиоза высшего растения с грибом. В литературе отсутствуют сведения о влиянии на микоризообразование продолжительности светового дня. Согласно лабораторным исследованиям Бьеркмана (*Björkman, 1970*), микоризы

сосны успешно формировались при постоянном освещении в течение 16 часов и отсутствовали при 8-часовом освещении. Можно предполагать, что в северной подзоне тайги продолжительный световой день в весенне-летний период способствует микоризообразованию, а уменьшение света в конце лета ослабит этот процесс.

Влияние почвы тесно связано с климатом и обусловлено физико-химическими и биологическими свойствами, характерными для каждого типа почвы. Из физических свойств почвы важное значение для микоризообразования имеют механический состав, влажность и аэрация. Температура почвы не ограничивает микоризообразование, хотя может влиять на него через активность корней. Исключение составляют паловые вырубки, на которых высокая температура поверхностного слоя в летний период может отрицательно влиять на активность мицелия и сохранность микориз.

Из химических свойств почвы наиболее значительно влияние содержания подвижных соединений азота. Режим азотного питания определяет накопление в растении углеводов, избыток которых, по теории Бьеркмана (*Björkman, 1949*), необходим для микоризного гриба. Влияние на микоризообразование других элементов питания обычно проявляется на фоне азотного. Кислотность таежных почв не лимитирует развития микоризных грибов, поскольку диапазон оптимальных для их роста значений pH довольно широк — от 3,5 до 6 (Келли, 1952). Поскольку оптимальное значение pH для роста грибов значительно различается, то этот фактор должен играть большую роль в экологии микоризных грибов.

Большое значение для микоризообразования имеет содержание в почве органических веществ, служащих источником питания и оказывающих многостороннее влияние на все свойства почвы. Основная масса микориз в грубогумусных почвах, особенно у ели, сосредоточена в подстилке. Встречающиеся в минеральных горизонтах крупные отмершие корни обычно пронизаны растущими корнями деревьев с обильной микоризой.

Значение биологической активности почвы для микоризообразования в лесах таежной зоны почти не изучено. Согласно исследованиям Мейера (*Meyer, 1960*), интенсивность образования микориз у древесных растений находится в прямой зависимости от обилия в почве микроорганизмов и, в первую очередь, микоризных грибов. Однако по нашим данным в ряде случаев, например при создании культур посевом по минеральным горизонтам, более интенсивно микоризообразование происходит при обеднении корнеобитаемого слоя почвы микроорганизмами

(Шубин, Попов, 1959). Очевидно, кроме численности микоризных грибов, микоризообразование зависит и от их активности. Последняя в свою очередь, будет определяться условиями раздельного питания гриба и высшего растения.

Следует добавить, что лесные почвы очень неоднородны даже в пределах одного генетического горизонта. Неоднородна лесная подстилка, включающая вещества разного состава и на различных стадиях разложения. В минеральных горизонтах особенно активны по влиянию на микоризообразование органические включения. Любая почва состоит из макро- и микроочагов, различающихся по влажности, содержанию элементов питания и биологической активности. Можно предполагать, что наличие большого количества грибов (более 200 видов) для нескольких лесообразующих древесных пород представляет возможность множества сочетаний, в которых будут проявляться индивидуальные особенности грибов. Это позволяет древесным породам лучше приспособиться к неоднородности почвы. Например, в мулевых почвах микориза развита значительно слабее, чем в грубогумусных, но при заходе корней в гниющую древесину на них формируются обильные микоризы.

Хозяйственная деятельность человека изменяет условия для микоризообразования. Особенно велико влияние на развитие микоризных грибов и микотрофию древесных пород таких мероприятий как рубка леса, осушительная мелиорация, внесение удобрений, уход за лесом (осветлений, прочистки). В лесных питомниках особенности микоризообразования в первую очередь будут определяться применяемой агротехникой.

Учитывая особенности ведения лесного хозяйства таежной зоны и перспективы его развития, считаем возможным коротко рассмотреть те практические вопросы, при научном обосновании которых необходимо учитывать особенности микотрофии древесных пород.

Выращивание посадочного материала осуществляется в базисных питомниках, общая площадь которых составляет в Карелии около 250 га. Все шире начинают применять выращивание сеянцев древесных пород в теплицах с полиэтиленовым покрытием.

Большинство питомников заложено на лесных почвах и расположено среди лесных массивов. Поэтому в почве содержится достаточно микоризных грибов, микоризообразование начинается в год посева и большинство сосущих окончаний двухлетних сеянцев представлено микоризами. Ослабление микоризообразования отмечено на песчаных почвах из-за отсутствия поливов в годы с сухим летом и применения высоких

доз азотных удобрений, на супесчаных и легкосуглинистых почвах — в основном из-за отрицательного влияния сорных растений. Встречаются питомники на почвах, бывших под сельскохозяйственным использованием. В таких питомниках при первом обороте выращивания преобладают темноокрашенные микоризы, малоэффективные и часто много корневых волосков, а в дальнейшем накапливаются свойственные питомникам с лесными почвами микоризные грибы. Аналогичные явления приходится наблюдать в теплицах при использовании для выращивания сеянцев торфа, взятого со строительных площадок.

Повышение уровня ведения питомнического хозяйства намечается осуществлять за счет применения комплекса мероприятий, а именно: организации системы поливов, увеличения норм внесения органических удобрений, обязательного применения подкормок, а также химических и других способов борьбы с сорняками, грибными болезнями и вредными насекомыми. Все эти мероприятия будут влиять на интенсивность микоризообразования, причем поливы и органические удобрения — положительно. При других мероприятиях, особенно применении пестицидов и удобрений, возможно ослабление микотрофии. Следовательно, необходима оценка влияния разрабатываемых приемов на микоризообразование.

Следует отметить необходимость специальных исследований особенностей микоризообразования в лесных питомниках по следующим вопросам.

Обработка почвы — вспашка, дискование и боронование применяется такая же, как и в сельском хозяйстве, без учета особенностей развития микоризных грибов. Между тем мицелий микоризных грибов расположен в верхнем слое почвы, обладает медленным ростом. Данные о влиянии рыхления почвы на состояние мицелия микоризных грибов отсутствуют. По нашим наблюдениям, после рыхления минерального горизонта на вырубке из-под ельника черничного часто возрастает численность бактерий, количество же грибов снижается. Видимо, при рыхлении нарушается целостность мицелия, часть его отмирает, а численность бактерий возрастает за счет улучшения аэрации и использования бактериями отмерших гиф, а при наличии выших растений также и свежих растительных остатков. Рыхление почвы рекомендуется для борьбы с луговым опенком, мицелий которого разрастаясь очагами, поражает корни растений (Mathur, 1970).

Обработкой почвы должны создаваться благоприятные условия для развития мицелия микоризных грибов. В этой связи заслуживает внимания применение различного рода

мульчирующих материалов, обеспечивающих сохранение структуры верхнего слоя почвы, предохраняющего его от высыхания и резких колебаний температуры. В наших опытах мульчирование грядок торфом в питомнике с песчаной почвой повысило интенсивность микоризообразования и улучшило рост сеянцев сосны (Шубин, 1973). Однако было установлено, что большое значение имеет мульчирующий материал, так как в зависимости от характера поступающих в почву из мульчи веществ, микоризообразование может усиливаться или ослабляться.

Организация севооборотов в лесных питомниках таежной зоны так же должна быть направлена на улучшение развития микоризных грибов. Этот вопрос пока совершенно не изучался. Исследования, выполненные в лесостепной и степной зонах, показали, что наиболее активен мицелий микоризных грибов, находящийся в симбиозе с растением (Церлинг, 1960, Лагутина, 1970). Поэтому лучшие результаты по росту сеянцев и интенсивности микоризообразования получены при выращивании сосны, лиственницы и березы без применения черного пара. Рекомендуется многократно выращивать древесные породы на одном месте. Аналогичные результаты получил Синклер (Sinclair, 1974), в опытах которого выращивание дугласовой пихты в течение четырех лет на одном месте оказалось эффективнее посевов на участках из-под сельскохозяйственного пользования. Он пришел к выводу, что под пихтой накапливается специфическая микрофлора, способствующая формированию микориз. Увеличение интенсивности микоризообразования в результате повторных посевов отмечено нами у сеянцев сосны в питомнике с супесчаной почвой, что связано с накоплением в корнеобитаемом слое почвы микориз и мицелия микоризных грибов (Шубин, 1973). Можно предположить, что при паровании почвы часть мицелия микоризных грибов отмирает и микоризообразование ослабляется. Видимо, ослабление микоризообразования будет наблюдаться и после выращивания в севообороте трав, но материалы по этому вопросу нам не встречались.

Наконец, не безразлична и очередность выращивания древесных пород. Видимо, для накопления мицелия микоризных грибов следует учитывать сходство состава симбионтов у выращиваемых пород. Кроме того, могут иметь значение и особенности накапливаемой растениями микрофлоры. Так, исследования Л. Я. Каримбаевой и Т. П. Сизовой (1974) показали, что в пределах одной ризосферы грибы проявляют слабый антагонизм друг к другу или он не выражен. В то же время анта-

гонистические свойства грибов из ризосфер разных древесных пород выражаются между собой более резко. Среди грибов ризосферы лиственных пород антагонизм выражен менее резко, чем у грибов ризосферы хвойных.

Для борьбы с сорняками в лесных питомниках необходимо применение гербицидов. Перспективно применение препаратов, позволяющих совмещать борьбу с сорняками с уничтожением в почве патогенных микроорганизмов. К таким препаратам относится карбатион, рекомендуемый для питомников таежной зоны. Внесение карбатиона и других подобных препаратов оказывает прямое влияние на жизнедеятельность не только патогенных микроорганизмов, но и всей почвенной микрофлоры, включая микоризные грибы. Исследования Лайхо и Микола (Laiho, Mikola, 1964) показали, что многие препараты, применяемые для борьбы с сорняками (в том числе и карбатион), ослабляют микоризообразование у сеянцев сосны и ели. В опытах с чистыми культурами установлена более высокая чувствительность к гербицидам и фунгицидам микоризных грибов по сравнению с патогенными грибами. По нашим данным, влияние карбатиона на микоризообразование у сеянцев сосны в лесных питомниках может проявляться через подавление роста почвенных грибов (включая микоризные), изменение условий питания сеянцев и микоризных грибов, а также через ослабление отрицательного влияния сорных растений. При этом применение препарата в рекомендованных для практики дозах несколько задерживает начало микоризообразования, но в последующем положительно влияет на рост сеянцев и обилие у них микориз, т. е. отрицательное влияние карбатиона носило временный характер. Однако двухразовое применение карбатиона в течение двух лет вызывает более длительную задержку микоризообразования и не должно допускаться в лесных питомниках (Шубин, 1973).

Из приведенных данных очевидна необходимость изучения действия применяемых гербицидов и фунгицидов на микрофлору почвы и микоризообразование.

В ряде стран обязательным является стерилизация семян древесных пород фунгицидами перед посевом. Это мероприятие также изменяет условия для микоризообразования. Имеющиеся сведения по этому вопросу малочисленны и противоречивы. По данным Н. С. Голубинской (1976), предпосевная обработка семян древесных пород угнетает микоризообразование. В опытах Теодора и Скиннера (Theodorou, Skinner, 1976) после обработки семян сосны фунгицидами микоризообразование не ослаблялось. Ими отмечено положительное влияние предпосев-

ной обработки семян тираном на развитие сеянцев при посеве в нестерильную почву.

Очевидно, эффективность стерилизации семян и почвы будет определяться составом и численностью микроорганизмов. Поэтому применение этих мероприятий должно сопровождаться микробиологической оценкой. На практике пока это не всегда возможно. В связи с этим возрастает значение визуальной оценки микоризообразования. Учитывая такие особенности микоризных окончаний как форма, цвет и характер размещения по корневой системе можно наладить контроль за состоянием микоризообразования. Результаты такого контроля позволяют оперативно оценивать применяемую агротехнику.

Наиболее сложным, заслуживающим постоянного внимания и которому посвящено наибольшее количество исследований, является вопрос о влиянии на микоризообразование удобрений. Обзор литературы по этому вопросу дан в работах Н. М. Шемахановой (1962), Н. В. Лобанова (1971) и В. И. Шубина (1973). В большинстве случаев отмечается положительное влияние на микоризообразование органических и снижение обилия микориз под влиянием азотсодержащих удобрений. Ричард и Вилсон (Richards, Wilson, 1963) указывают на обратную зависимость между общим содержанием азота в корнях и обилием микориз у сосны карибской. Уменьшение микориз под влиянием известкования почвы они объясняют не изменением реакции почвы, а улучшением азотного питания растений. При внесении фосфорных удобрений микоризообразование усиливается, а содержание азота в корнях сеянцев сосны снижается.

Ослабление микоризообразования под влиянием азотсодержащих удобрений послужило основанием для рекомендаций об отказе от применения подкормок в посевах сосны обыкновенной второго года, чтобы обеспечить полную микоризацию сеянцев (Христофоров, 1975). Однако во многих исследованиях получены положительные результаты от применения азотсодержащих (Pümpel et al., 1975) и отрицательные — по влиянию на микоризообразование органических (Reddy et al., 1976) удобрений. Очевидно, вопрос должен решаться в установлении для каждой древесной породы оптимальных видов, доз и сроков внесения удобрений применительно к конкретным климатическим и почвенным условиям.

Для формирования у сеянцев компактной корневой системы рекомендовано периодическое проведение подрезки вертикальных и боковых корней. При этом отрезается значительная часть быстрорастущих корней и микоризных окончаний. Оче-

видно, при этом мероприятии необходимо сохранить большую часть микориз и создать условия для распространения с них микоризного гриба на вновь формирующиеся корни. Следует выяснить значение обрезанных микоризных окончаний в развитии мицелия микоризных грибов в корнеобитаемом слое почвы. Отмирает ли мицелий или же обрезанные корни с микоризами создают очаги повышенной активности микоризных грибов? В последнем случае необходимо обеспечить разработку технологии подрезки, при которой обрезанные микоризные окончания приближались бы к стержневому корню, а дальнейшие агротехнические мероприятия способствовали бы их активности.

Особенностью лесокультурной практики таежной зоны настоящего периода является переход от посева к посадке, как более прогрессивному методу лесовосстановления. Однако часто высаженные растения в течение нескольких лет не дают прироста, находясь в состоянии послепосадочного «шока». Большой интерес представляют данные Лайхо (Laiho, 1970), согласно которым наличие микориз сокращает у сеянцев критическую стадию после посадки. В этой связи заслуживают внимания рекомендации Хакскайло (Hacskaylo, 1953) и Бьеркмана (Björkman, 1956) производить отбор посадочного материала не только по размерам, но и по обилию микориз.

Кроме того, важно создать при всех последующих операциях от выкопки до посадки условия для сохранения жизнеспособности микоризных окончаний. Следует учитывать, что микоризные окончания обезвоживаются сильнее, чем немикоризные (Uhlig, 1973), а применяемые средства защиты корней от высыхания могут быть токсичны для микориз.

В таежной зоне очень мало исследований морфолого-анатомического строения микориз, которое отражает их физиологические особенности. Согласно исследованиям Стоун (Stone, 1950), у сеянцев сосны микоризы с рыхлым чехлом и многочисленными наружными гифами поглощают больше фосфора, чем микоризы с плотным чехлом и единичными гифами. Редхид (Redhead, 1968) установил, что у древесных пород в экотрофных микоризах количество коммуникационных гиф всегда согласуется с наличием внутриклеточного мицелия. Доминик и Мадей (Dominik, Madej, 1963) пришли к выводу, что в сосняках на бедных песчаных почвах лучшее развитие сосны происходит при меньшем разнообразии микориз. Наибольший эффект от микотрофии в этих условиях получен при наличии только микориз родов Аа и Ја (по классификации Доминика). Из приведенных примеров очевидна необходимость экологического исследования их строения.

В заключение следует подчеркнуть практическую значимость изучения микоризных грибов и микориз для повышения интенсивности ведения лесного хозяйства таежной зоны. Это вытекает также из накапливающихся экспериментальных данных о неравнозначности микоризных грибов для приживаемости и роста древесных растений (Lundberg, 1970; Mejstrik, 1970; Theodorou, Bowen, 1970; Marx, Bryan, 1971; Mejstrik, Krause, 1973). В то же время трудность выделения микоризных грибов в чистую культуру, высокая опасность загрязнения, сложность сохранения в жизнеспособном состоянии, нередко отмечаемая способность прорастания спор и роста мицелия только в присутствии других микроорганизмов,— все это указывает на большую зависимость микоризных грибов от экологических условий. Частые неудачи с искусственной микоризацией свидетельствуют о необходимости более глубокого изучения микрофлоры семян, ризосферы и почвы и ее взаимоотношений с микоризными грибами.

Выводы

1. Микоризообразование происходит на фоне микробных ценозов почвы и во взаимоотношениях с ними и высшим растением. Необходимо выделение доминирующих микробных ценозов и микоризных грибов и их изучение.

2. Сочетание у микоризных грибов сапротрофных и паразитных свойств обеспечивает возможность существования их в отсутствие растения-хозяина, высокую конкурентную способность в ризосфере растений и вирулентность при внедрении в ткани корня перед формированием микориз. Микоризные грибы необходимо изучать не только в микоризах, но и вне их, особенно в период, предшествующий образованию микориз.

3. Литературные данные и наши исследования свидетельствуют о широком распространении в лесных почвах таежной зоны микроскопических грибов и преобладание среди них пенициллов. Поэтому в первую очередь следует изучать взаимоотношения микоризных грибов с пенициллами, среди которых преобладают сапротрофы, но встречаются полупаразиты, а также могут быть антагонисты, ограничивающие распространение в лесных почвах патогенных грибов.

4. Слабо изучен вопрос влияния микоризных грибов на сохранность, прорастание семян и рост всходов древесных растений. Имеющиеся материалы лабораторных исследований необходимо дополнить полевыми опытами.

5. Экотрофные микоризы изменяют характер воздействия корней растений на прилегающий к ним слой почвы, который

ряд авторов предлагает называть микоризосферой. Из немногих проведенных исследований можно сделать заключение о специфичности микрофлоры микоризосферы у разных типов микориз. Микрофлора микоризосферы древесных пород таежной зоны совершенно не изучена.

6. В настоящее время большое значение придается роли экотрофных микориз древесных растений в защите корней от поражения патогенными грибами.

7. Микотрофия является практически единственной формой почвенного питания древесных растений таежной зоны. Поэтому обилие микориз с их качественной оценкой следует включить как один из обязательных показателей при разработке новых приемов агротехники, испытании препаратов для стерилизации почвы, обработки семян и посадочного материала, а также для борьбы с грибными болезнями.

8. Необходимо начать научное обоснование и разработку вопросов искусственной микоризации для лесокультурной практики таежной зоны и в первую очередь при выращивании посадочного материала в открытом грунте и теплицах, при создании лесных культур на вересково-политрихово-паловых вырубках, верховых болотах и нелесных землях.

9. Грибы для искусственной микоризации следует подбирать среди видов, распространенных в лесных питомниках и молодняках I класса возраста. Перспективными для изучения являются лаковица розовая, масленок поздний, зернистый и листовичник, козляк, мокруха розовая, свинушка тонкая, моховики зеленый и желто-бурый, строфария Горнеманна, рыжик сосновый, волнушка белая, лисичка настоящая, березовик, мухомор красный.

10. Некоторые из применяемых в лесных питомниках таежной зоны мероприятий (рыхление почвы, севообороты и др.) могут отрицательно влиять на развитие в почве микоризных грибов и микоризообразование. Необходимо научное обоснование этих мероприятий с учетом микотрофии древесных пород.

Л. С. Козловская

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С МАКРО- И МИКРОМИЦЕТАМИ

Отношения почвенных беспозвоночных с грибами изучены пока недостаточно: большинство исследований посвящено связям с микроскопическими грибами и очень мало работ — с микоризообразующими.

Шустер (Schuster, 1956) разделил орибатид по способу их питания на две группы: микрофитофагов и макрофитофагов. Микрофитофаги питаются пыльцой, водорослями и микроскопическими грибами; макрофитофаги — разлагающимися остатками растений, часто пронизанными гифами высших грибов. Г. Мюллер (Müller, 1959) отметил наличие избирательной способности у нескольких видов панцирных клещей в отношении микроскопических грибов. Г. Шерифу (Shereef, 1971) удалось показать, что микроскопические грибы служат пищей ряду видов орибатид, которые могут жить длительное время на предлагаемой диете из одного вида гриба. Однако степень предпочтения отдельных видов грибов и пригодность последних для воспроизведения целого жизненного цикла оказалась различной.

Избирательность по отношению к микроскопическим грибам описал у трех видов орибатид Р. Миньоле (Mignolet, 1971). Валлворк (Wallwork, 1967) указывает на питание микроскопическими грибами и водорослями клещей р. *Hypochthonius* и *Liochthonius*.

Имеется довольно много данных о питании микроскопическими грибами коллембол. Г. Мюллер (Müller, 1959) провел опыты по кормлению коллембол различными родами микроскопических грибов и установил наличие к ним избирательности у животных. А. Фарахат (Farahat, 1966) показал, что коллемболы и орибатиды, в зависимости от вида, питаются или только гифами или спорами разных микроскопических грибов. Отдельные виды грибов оказываются совершенно непригодными для них в пищу. Согласно данным С. Червека (Cervek, 1971), споры *Penicillium* теряют в экскрементах коллембол способность к прорастанию до 2% с 99 в подстилке. С. К. Стебаева (1967) считает, что коллемболы играют определенную роль в рассеивании спор микроскопических грибов.

В кишечниках различных беспозвоночных (энхитреид, дождевых червей, личинок двукрылых, диплопод) уменьшается количество микроскопических грибов, меняется их состав. Симбиотические отношения складываются только с видами родов *Penicillium*, *Mucor* и *Trichoderma* и зависят в значительной степени от комплекса экологических условий (Козловская, 1976). Механические повреждения, наносимые основанию гипокотили и корневой верхушке *Pinus pinaster* нематодами, увеличивают степень поражения грибами р. *Fusarium*.

Известно, что плодовые тела высших грибов охотно поедаются личинками двукрылых, жуков и моллюсками (Brauns, 1968, Frömmling, 1956 и др.).

Меньше сведений о съедобности мицелия высших грибов, часто образующих войлок, неотделимый от органических остатков. В. Кюнелт (Kühnelt, 1950) приводит восемь видов коллембол (по Fourman) питающихся мицелием высших грибов. Среди них *Onychiurus armatus* и *Hypogastrura purpurascens* в одинаковой степени питаются и гифами и спорами. Часть спор, после прохождения кишечника животных, остается живой в экскрементах.

Весьма ограничены сведения о влиянии беспозвоночных на распространение мицелия микоризообразующих грибов. Так, описано, что нематода *Aphelenchoides* sp. уменьшает в культурах рост мицелия двух видов грибов — *Suillus granulatus* и *Mycelium radices* (Riffle, 1967).

Стало известно, что большое количество мицелия *Clytocybe infundibuliformis* в почве ведет к понижению численности коллембол (Kühnelt, 1963). Наблюдения говорят о том, что в подстилке из мхов, переплетенных гифами высших грибов, резко снижается количество олигохет и начинают преобладать мелкие членистоногие.

Цель работы — выяснение отношений почвенных беспозвоночных с мицелием микоризообразующих грибов. Важно было узнать, являются ли животные потребителями мицелия и в какой степени они могут влиять на его количество и распространение в почве. Предполагалось также, что мицелий высших грибов со своей стороны может ограничивать численность беспозвоночных, выделяя в почву вредные для них продукты обмена веществ.

Опыты проводились с 14 видами высших грибов, широко распространенных в лесах Карелии. Ниже мы приводим список этих грибов*: белый, лисичка настоящая, рыжик сосновый, березовик обыкновенный, строчок обыкновенный, лаковица розовая, строфария Горнеманна, дождевик шиповатый, чесночник, моховик желто-бурый, масленок лиственничный, свинушка толстая, свинушка тонкая, мухомор красный.

Кроме того, ставились опыты с тремя видами микроскопических грибов, имеющих хозяйственное значение при выращивании саженцев древесных пород на питомниках — *Alternaria tenuis* Nees, *Fusarium oxysporum* (Schlecht) Snyd. et Hans. var. *orthoceras* (Appl. et Wr.) Bilai comb. nova, *Penicillium cyclopium* Westl.

Для выяснения отношений в чашки Петри с чистой культурой грибов на сусло-агаре подсаживались энхитреиды

* Чистые культуры грибов получены от В. И. Шубина.

(*Enchytraeus albidus*), *Collembola-Hypogastrura viatica* и личинки *Sciaridae*, *Bradysia* sp. с простерилизованной поверхностью. В часть чашек с грибами подсаживались дождевые черви — *Lumbricus rubellus*. Затем прослеживалось поведение животных на культуре. В качестве критерия служили: притягательность мицелия, его поедаемость, подвижность животных, возможность заканчивания цикла у *Sciaridae* и роста (линьки) у *Collembola*, смертность.

Специально изучалась возможность распространения мицелия с экскрементами после прохождения кишечника. Для этого у животных, питавшихся мицелием, стерилизовалась стрептомицином поверхность и они пересаживались в чашки Петри со стерильным сусло-агаром. Затем прослеживался рост грибов на питательной среде и в контроле, куда высевалась последняя смывная вода.

Исследования показали, что в случае антагонизма посаженные на мицелий животные спешно его покидают, а при наиболее сильном воздействии остаются парализованными. При этом живые экземпляры концентрируются в самом дальнем углу от гриба или пытаются скрыться в агаре, проедавая в нем ходы и «колодцы».

Такая реакция наблюдается у *Hypogastrura viatica* при соприкосновении с моховиком желто-бурым, лисичкой настоящей, чесночником. Через 2—5 дней коллемболы все погибают. У *Sciaridae* антагонизм наблюдается с мицелием чесночника и лисички настоящей. Интересно, что они в какой-то степени способны поедать гриб в первые дни своего сосуществования, но затем быстро погибают.

Энхитреиды уползают с мицелия большинства грибов в дальний угол или на крышку чашки, а на следующий день они мертвы. Исключение составляют мицелий лаковицы розовой и строчка обыкновенного, строфарии Горнеманна, дождевика шиповатого, мухомора красного.

Особенно ядовиты для них выделения *Alternaria tenuis* из микроскопических грибов, а из высших — березовика обыкновенного, свинушки тонкой, мухомора красного и рыжика соснового. При соприкосновении с мицелием этих грибов животные гибнут на следующий день, часть парализуется сразу.

Мицелий грибов и их выделения в субстрат неблагоприятны и для родственного энхитреидам семейства *Lumbricidae*. Черви сразу парализуются, будучи высаженными на чашку с пятнами мицелия масленка листовничного. Хуже они себя чувствуют в присутствии рыжика соснового и живут в течение 4—5 дней. Дольше всего переносят присутствие мухомора крас-

ного и *Fusarium oxysporum*. Последние два гриба фактически безвредны для червей, но они ими не питаются. Более ранней гибели червей способствует и сам сусло-агар, который не является лучшей средой ни для энхитреид, ни для дождевых червей, так как не может служить им пищей и недостаточно влажен.

На мицелии грибов мухомора красного, березовика, свинушек толстой и тонкой, белого гриба и козляка личинки *Sciaridae* и *Collembola* существуют в течение 10—15 дней и питаются довольно интенсивно мицелием. Кроме последних дней, сохраняют активность передвижения.

Наконец, на мицелии некоторых грибов, таких как лаковица розовая, строфария Горнеманна, строчок обыкновенный, дождевик шиповатый — коллемболы и личинки *Sciaridae* чувствуют себя прекрасно в течение длительного времени. Коллемболы могут практически жить на диете из этих грибов, линять, возможно, размножаться. Личинки *Sciaridae* заканчивают на грибах свой цикл, вплоть до появления имаго.

Ядовитыми для коллембол и личинок *Sciaridae* является мицелий чесночника, моховика желто-бурого, лисички настоящей, а также *Penicillium cyclopium*, если последний воздействует продолжительно. Животные совершенно не питаются их мицелием и быстро гибнут на другом конце чашки, вдали от самих грибов. Вероятно, тут действуют выделения гриба в воздух и попадающие в агар продукты обмена веществ. Опыты по выживаемости мицелия в кишечниках животных показали, что он может распространяться беспозвоночными только в редких случаях. У *Collembola* целиком не переваривается мицелий строчка и дождевика, у личинок *Sciaridae* мицелий гриба, похожий на морфологически видоизмененный мицелий чесночника.

Личинки *Sciaridae* и *Collembola* высевает на агар споры *Penicillium cyclopium* и *Fusarium oxysporum*.

Гифы и споры *Alternaria tenuis* перевариваются у них целиком.

Кроме того, опыты по пересадке животных с отмытой, но не простерилизованной поверхностью тела показали активное распространение мицелия телами животных в почве. То же можно сказать и о микроскопических грибах.

Таким образом, в опытах зафиксированы следующие стадии взаимоотношений почвенных беспозвоночных с мицелием высших грибов:

1 — антагонистические — мицелий, выделяя вредные продукты обмена веществ, губительно воздействует на животных. В отдельных случаях ядовит мицелий самих грибов и беспоз-

воночные погибают в результате кратковременного питания им или простого соприкосновения;

2 — мицелий пригоден для периодического питания беспозвоночных и может служить в качестве примеси к их пище;

3 — мицелий обеспечивает развитие животных и может служить единственным источником питания длительное время.

Выводы

1. Отношения высших и низших грибов с почвенными беспозвоночными очень сложны и последние активно влияют на формирование почвенного биоценоза.

2. Для различных групп и видов почвенных беспозвоночных (энхитреид, лямблирид, коллембол, личинок *Sciaridae*) выявлено различное отношение к одним и тем же видам грибов.

Мицелий высших грибов не употребляется в пищу дождевыми червями и энхитреидами, что подтверждается наблюдениями в природе. Коллемболы и личинки двукрылых активно питаются мицелием многих видов грибов.

3. Мицелий высших и низших грибов активно распространяется телами животных. Отдельные виды грибов могут распространяться через экскременты беспозвоночных.

4. Мицелий отдельных видов грибов может активно уничтожаться беспозвоночными. Но в силу небольшой численности животных на севере последние не представляют серьезной угрозы для существования мицелия грибов в почве. Большинство же видов мицелия является только дополнением к рациону сапрофагов.

5. Споры *Penicillium cyclosporum* активно переносятся животными через экскременты, попадая в кишечник вместе с гифами в процессе питания. Споры *Fusarium oxysporum* перевариваются в кишечниках исследованных коллембол и личинок *Diptera* так же, как и споры *Alternaria tenuis*.

Е. Б. Яковлев

О ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ, СВЯЗАННЫХ С ГРИБАМИ сем. BOLETACEAE В КАРЕЛИИ

Плодовые тела шляпочных грибов, как среда обитания личинок насекомых, обладают рядом специфических особенностей — кратковременностью существования, особым химическим составом и т. д. Этим обуславливается определенное

своеобразие формирующихся в них энтомокомплексов, основным компонентом которых являются личинки различных двукрылых.

Изучению комплексов мицетобионтных двукрылых посвящен ряд исследований (Островерхова-Плотникова, 1965; Островерхова, 1966, 1972; Халидов, 1976; Canzanelli, 1941; Eisfelder, 1955, 1956, 1957, 1960; Buxton, 1960; Burla und Bächli, 1968; Luterek, 1969; Dely-Draskovits, 1972 а, в, 1974, 1976; Dely-Draskovits und Mihalyi, 1972; Papp, 1972; Dely-Draskovits and Papp, 1973; Dely-Draskovits und Babos, 1976). Кроме того, некоторые авторы проводили изучение связей с грибами какой-либо одной группы *Diptera* (Плотникова, 1964; Сахарова, 1977; Edwards, 1925; Hackman, 1976). Большинство подобных исследований проведено в зоне смешанных и широколиственных лесов Европы. Для таежной зоны такие данные крайне малочисленны и исчерпываются несколькими работами Г. П. Островерховой-Плотниковой (Плотникова, 1964; Островерхова-Плотникова, 1965; Островерхова, 1966, 1972) и В. Хакмана (Hackman, 1976).

Задача наших исследований — выявление круга двукрылых, связанных с карпофорами макромицетов в Карелии, личинки которых, по данным В. И. Шубина (1971), ежегодно уничтожают здесь около половины урожая съедобных грибов. В настоящей публикации приводятся материалы по двукрылым, развивающимся в плодовых телах, наиболее распространенных в Карелии и являющихся традиционным объектом сбора видов *Boletaceae* — белого гриба *Boletus edulis* f. *edulis*, масленка позднего *Suillus luteus* (Fr.) S. F. Gray, моховика желто-бурого *Suillus variegatus* (Fr.) O. Kuntze, осиновика желто-бурого *Leccinum testaceo-scabrum* (Sacc.) Sing. и березовика обыкновенного *Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray f. *scabrum*.

Работа проводилась в июне — октябре 1977 г. в сосняках и ельниках черничных, сосняках брусничном и лишайниковом, березняке разнотравном и хвойно-лиственных молодняках II и III классов возраста. При этом большая часть исследованных карпофоров собиралась на открытых местах — вблизи лесных дорог, на опушках, просеках и т. п., где они встречались в наибольшем количестве в течение всего сезона.

Для выведения имаго двукрылых заселенные личинками плодовые тела помещали в стеклянные банки на 1/3 заполненные просеянным торфом. После вылета имаго учитывали частоту встречаемости различных *Diptera* в исследованных карпофорах. Эти величины, выраженные в процентах, позволили охарактеризовать значение двукрылых того или иного семейства в комплексах, формирующихся в плодовых телах указанных

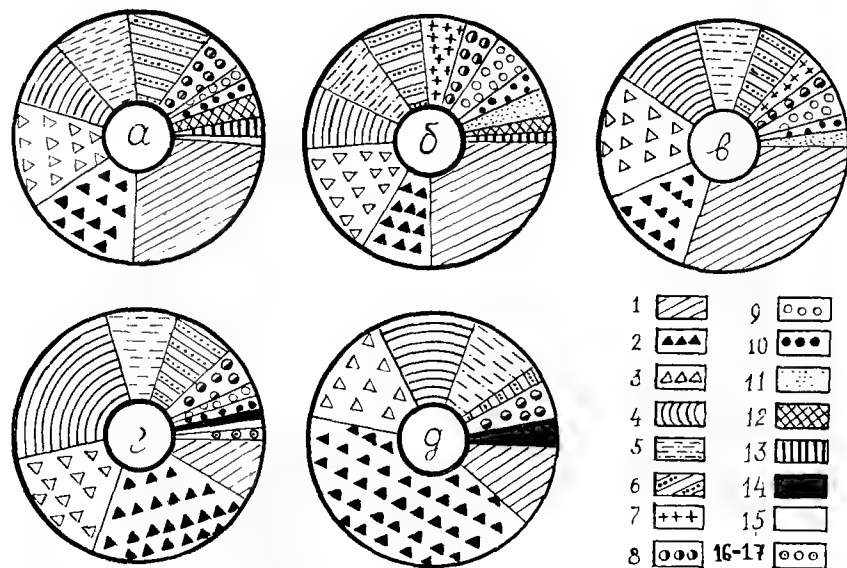


Рис. Частота встречаемости представителей различных семейств двукрылых в плодовых телах грибов сем. Boletaceae

а — белый гриб, б — масленок поздний, в — моховик желто-бурый, г — осиновик желто-бурый, д — березовик обыкновенный; 1 — Mucetophilidae; 2 — Anthomyiidae; 3 — Drosophilidae; 4 — Muscidae; 5 — Sphaeroceridae; 6 — Limoniidae; 7 — Bolitophilidae; 8 — Scleridae; 9 — Phoridae; 10 — Cecidomyiidae; 11 — Psychodidae; 12 — Scatopsidae; 13 — Trichoceridae; 14 — Syrphidae; 15 — Chironomidae; 16 — Anisopodidae; 17 — Sepsidae.

грибов (см. рис.). При этом за 100% принималось общее число случаев выведения двукрылых всех семейств из исследованных карпофоров данного вида грибов.

Одним из основных компонентов группы обитающих в грибах двукрылых являются Mucetophilidae и Bolitophilidae, личинки которых — типичные мицетофаги — играют ведущую роль в разрушении плодовых тел (Островерхова-Плотникова, 1965; Eislefder, 1955; Buxton, 1960, Dely-Draskovits, 1974). Для этих семейств нами предпринималась попытка выяснить связь отдельных видов с карпофорами определенных грибов. Оценку полученных данных проводили с помощью критерия χ^2 (хи-квадрат). Этот метод успешно применялся для решения подобных вопросов некоторыми авторами (Burla und Bächli, 1968; Dely-Draskovits und Babos, 1976). Полученные данные обобщены в табл. 1. Для наиболее часто встречающихся видов Mucetophilidae и Bolitophilidae указана полученная частота встречаемости p (количество плодовых тел каждого вида

Таблица 1

Степень избирательности к субстрату для развития личинок некоторых часто встречающихся видов Mucetophilidae

Виды Mucetophilidae	Показатели	Виды грибов					Сумма
		моховик желто-бурый	масленок поздний	белый гриб	осиновик желто-бурый	березовик обыкновенный	
Exechia separata Lundst.	p p' χ^2	16 15,4038 0,0231	13 13,5000 0,0185	10 7,7885 0,6280	3 4,3269 0,4059	3 3,9808 0,2416	45 45,0000 1,3181
Mucetophila fungorum Deg.	p p' χ^2	32 25,3308 1,7559	27 22,2000 1,0378	6 12,8077 3,6185	3 7,1154 2,3802	6 6,5462 0,0456	74 74,0000 8,8381
Bolitophila rossica Landrock	p p' χ^2	8 6,8462 0,1945	12 6,0000 6,0000	0 3,4615 3,4615	0 1,9231 1,9231	0 1,7692 1,7692	20 20,0000 13,3483
Exechiopsis indecisa (Walk.)	p p' χ^2	12 9,2423 0,8228	15 8,1000 5,8778	0 4,6731 4,6731	0 2,5962 2,5962	0 2,3885 2,3885	27 27,0000 16,3583
Mucetophila signatoides Dz.	p p' χ^2	11 14,0346 0,6562	5 12,3000 4,3325	0 7,0962 7,0962	15 3,9432 31,0155	10 3,6269 11,1985	41 41,0000 54,2988
Cordyla brevicornis Staeg	p p' χ^2	0 7,8731 7,8731	0 6,9000 6,9000	23 3,9808 90,8697	0 2,2115 2,2115	0 2,0346 2,0346	23 23,0000 109,8889
Другие виды Mucetophilidae	p p' χ^2	10 10,2692 0,0071	6 9,0000 1,0000	6 5,1923 0,1256	4 2,8846 0,4313	4 2,6538 0,6828	30 30,0000 2,2468
Сумма		89	78	45	25	23	260
					$N = 260$	$\chi^2 = 206,2973$	

грибов, из которых он выводился), ожидаемая частота встречаемости — p' , теоретически рассчитанная на основе гипотезы равномерного распределения двукрылых этих семейств по всем видам грибов, и значение критерия χ^2 . На основе величины последнего делается вывод о том, существует ли причинно обусловленная приуроченность данного вида насекомого к развитию в определенных грибах, или же он в равной степени может заселять плодовые тела *Boletaceae* независимо от их видовой принадлежности.

Данные по редко встречающимся видам *Mycetophilidae* в табл. 1 объединены, так как имеющийся фактический материал недостаточен, чтобы установить связь их развития с каким-либо видом грибов.

В результате проведенных исследований установлено, что в состав комплекса двукрылых, связанных с плодовыми телами указанных видов болетовых грибов, входят представители 17 семейств.

Рассмотрим особенности группировок *Diptera*, связанных с карпофорами каждого из 5 исследованных видов грибов.

В состав группы двукрылых, развивающихся в плодовых телах белого гриба (см. рис.; а) входят представители 12 семейств. При этом наиболее часто выводились *Mycetophilidae* (25,2% случаев выведения). В основу этого комплекса *Diptera* входят представители еще 5 семейств — *Anthomyiidae* (15,2%), *Drosophilidae* (13,6), *Limoniidae* (10,9), *Sphaeroceridae* (10,3) и *Muscidae* (8,8). Сравнительно часто встречались также *Sciaridae* (5,7). Из отдельных карпофоров выводились *Scatopsidae* (3,3), *Trichoceridae* (2,9), *Cecidomyiidae* (2,5), *Phoridae* (1,2), *Chironomidae* (0,4).

Комплекс двукрылых, связанных с карпофорами масленка позднего (см. рис.; б), включает в себя представителей 13 семейств. Преобладают здесь также *Mycetophilidae* (частота встречаемости 23,8%). На долю *Drosophilidae* приходится 15,1% случаев выведения, *Anthomyiidae* (9,7), *Sphaeroceridae* (8,8), *Limoniidae* (8,2), *Muscidae* (8,2). Представители этих семейств доминируют среди *Diptera*, заселяющих плодовые тела данного вида грибов. Реже были отмечены *Bolitophilidae* (5,7%), *Phoridae* (5,3), *Psychodidae* (4,9), *Sciaridae* (4,7) и *Cecidomyiidae* (3,1). И лишь из отдельных карпофоров выводились *Scatopsidae* (1,8) и *Trichoceridae* (0,7).

В плодовых телах моховика желто-бурого (см. рис.; в) развиваются представители 11 семейств двукрылых. При этом явно доминирующей группой и здесь были *Mycetophilidae* (частота встречаемости — 29,6%), часто отмечались *Drosophi-*

lidae (16,5), *Anthomyiidae* (13,6), *Muscidae* (12,1), *Sphaeroceridae* (8,8) и *Limoniidae* (6,2). В отдельных случаях выводились *Bolitophilidae* (4,4), *Phoridae* (3,1), *Psychodidae* (2,7), *Sciaridae* (2,1) и *Cecidomyiidae* (0,9).

Основными группами двукрылых, связанных с карпофорами осиновика желто-бурого (см. рис.; г) явились *Muscidae* (частота встречаемости 23,7%) и *Anthomyiidae* (21,2). Существенную часть этого комплекса *Diptera* составляют *Drosophilidae* (16,5). Представители таких семейств, как *Sphaeroceridae* (10,9), *Limoniidae* (9,0), *Mycetophilidae* (8,6) и *Sciaridae* (5,3) выводились значительно реже. И лишь единично были отмечены *Cecidomyiidae* (1,3), *Phoridae* (1,1), *Syrphidae* (0,9), *Chironomidae* (0,9), *Anisopodidae* (0,3), *Sepsidae* (0,3).

Комплекс двукрылых, развивающихся в плодовых телах березовика обыкновенного (см. рис.; д), отличается бедностью по сравнению с другими рассмотренными представителями *Boletaceae*. В данном случае отмечены лишь 7 семейств *Diptera*, среди которых явно доминирующими были *Anthomyiidae* (частота встречаемости 41,5%). Во многих плодовых телах отмечались представители сем. *Drosophilidae* (15,4), *Muscidae* (12,7), *Mycetophilidae* (10,3), *Sphaeroceridae* (9,2). Значительно реже выводились *Sciaridae* (5,1), *Syrphidae* (3,8) и *Limoniidae* (2,0).

Таким образом, среди всех *Diptera*, выведенных нами из карпофоров 5 видов *Boletaceae*, по наибольшей частоте встречаемости можно выделить группу из 6 семейств: *Mycetophilidae*, *Anthomyiidae*, *Muscidae*, *Drosophilidae*, *Sphaeroceridae* и *Limoniidae*, представители которых, в целом, могут быть охарактеризованы как доминирующие в комплексах двукрылых, связанных с плодовыми телами болетовых грибов. *Diptera*, относящиеся к 11 остальным семействам, выводились значительно реже и не из всех рассматриваемых нами видов грибов. Вследствие незначительной частоты встречаемости этих двукрылых, наличие их в комплексе обитателей какого-либо вида грибов нельзя считать его характерной чертой. Определяющей особенностью комплекса двукрылых, формирующегося в плодовых телах различных видов грибов, по нашему мнению, является соотношение между представителями доминирующих групп.

В соответствии с этим можно отметить, что сходные группировки *Diptera* связаны с карпофорами трех видов *Boletaceae* — белого гриба, масленка позднего и моховика желто-бурого (см. рис.; а, б, в). Наибольшая частота встречаемости в данном случае характерна для *Mycetophilidae* (от 23,8 до

29,6%). Довольно высокие значения имеет эта величина для остальных указанных выше доминирующих групп двукрылых.

Комплексы *Diptera*, формирующиеся в грибах рода *Leccinum* — осиновики желто-бурым и березовике обыкновенном (см. рис.; г, д), отличаются значительно меньшим участием в них *Mycetophilidae*, а во втором случае и *Limoniidae*. Наибольший удельный вес в данных группировках имеют 3 семейства круглошовных двукрылых — *Anthomyiidae*, *Muscidae*, *Drosophilidae*. Кроме того, для березовика характерен в значительной степени обедненный, по сравнению с другими рассмотренными грибами, комплекс двукрылых (см. рис.; д). Отмеченные сходные черты и различия в составе этих комплексов *Diptera* в первую очередь, вероятно, обусловлены различиями в химическом составе, особенностями консистенции плодовых тел рассмотренных видов *Boletaceae*.

Группировки двукрылых, формирующиеся в карпофорах различных видов грибов, характеризуются не только определенным соотношением между представителями отдельных семейств, но и, по-видимому, присутствием специфических для каждой из них видов. Избирательность отдельных видов двукрылых, по отношению к плодовым телам различных болетовых грибов, нами была прослежена на примере типичных мицетофагов — *Mycetophilidae* и *Bolitophilidae*. Выявлено 13 видов, относящихся к этим семействам, личинки которых развиваются в карпофорах рассматриваемых грибов: *Bolitophila rossica* Landr., *Sciophila lutea* Mg., *Coelosia tenella* Ztt., *Docosia gilvipes* Hal., *Rondaniella dimidiata* Meig., *Exechia separata* Lundst., *E. spinigera* Walk., *Exechiopsis indecisa* (Walk.), *Allo-dia* sp., *Brachypeza obscura* Winn., *Cordyla brevicornis* Staeg., *Mycetophila flava* Winn., *M. fungorum* Deg. *M. signatoides* Dz.

Анализ статистически обработанных данных позволяет сказать следующее.

Один из наиболее часто встречающихся видов — *Exechia separata* Lundst., выведенный нами из 45 карпофоров *Boletaceae* не обнаруживает приуроченности к какому-либо виду рассматриваемых грибов, о чем говорит невысокое значение χ^2 (1,3181).

Еще более массовый вид — *Mycetophila fungorum* Deg., встретившийся нам в исследованных грибах 74 раза, также выводился из карпофоров всех 5 видов. Несмотря на то, что в плодовых телах масленка позднего и моховика желто-бурого этот вид встречался значительно чаще, чем в остальных *Boletaceae*, статистические данные (значения χ^2 при 4 и 1 степенях свободы меньше критических для доверительной степе-

ни вероятности $p=0,99$) не позволяют говорить о строгой приуроченности его развития к этим грибам.

Карпофоры моховика желто-бурого и, особенно, масленка позднего также охотно используются в качестве субстрата для развития личинками *Bolitophila rossica* Landr и *Exechiopsis indecisa* (Walk.). Эти виды *Mycetophiloidea* выводились не очень часто (20 и 27 раз), однако только из грибов рода *Suillus*. Соответствующие значения χ^2 (13,3483 и 16,3583), превышающие критические при степени доверительной вероятности $p=0,99$ и 4 степенях свободы, указывают на существование определенной избирательности их по отношению к различным представителям болетовых грибов.

Единственным из массовых видов *Mycetophiloidea*, развитие которого тесно связано с грибами рода *Leccinum* — осиновиком желто-бурым и березовиком обыкновенным, явился на наших объектах вид *Mycetophila signatoides* Dz. Встречаемость его в карпофорах грибов рода *Suillus*, напротив, значительно меньше ожидаемой, а в белом грибе этот вид не встречен вообще. Такую выраженную избирательность его в выборе субстрата для развития личинок отражает и значительная величина χ^2 (54,2988).

И наконец, самую высокую степень требовательности по отношению к субстрату демонстрирует *Cordyla brevicornis* Staeg., что характеризуется крайне высоким значением χ^2 (109,8889). Имаго данного вида выводились только из плодовых тел белого гриба. Следует отметить, что, по данным ряда авторов, личинки *C. brevicornis* могут развиваться также в карпофорах некоторых пластинчатых агариковых, но ни разу не отмечались в плодовых телах каких-либо *Boletaceae*, кроме белого гриба (Плотникова, 1964; Островерхова, 1966, 1972; Сахарова, 1977; Edwards, 1925; Eislefelder, 1955; Dely-Draskovits, 1974). Это, по-видимому, говорит об определенных особенностях карпофоров белого гриба (химического состава их, консистенции и т. д.), выделяющих его из всех болетовых грибов.

Остальные представители мицетофилоидных двукрылых получены лишь из очень небольшого числа плодовых тел разных видов грибов (табл. 2), поэтому делать какие-либо выводы относительно степени избирательности ими субстрата не представляется возможным.

На основании изложенного материала можно уточнить характеристики комплексов двукрылых, связанных с карпофорами пяти указанных видов *Boletaceae*. Наиболее сходными по составу являются группировки *Diptera*, формирующиеся

Таблица 2

Случаи выведения из болетовых грибов редко встречающихся видов *Mycetophilidae* (за июнь—октябрь 1977 г.)

Виды <i>Mycetophilidae</i>	Моховик желто-бурый	Масленок поздний	Белый гриб	Осиновик желто-бурый	Березовик обыкновенный
<i>Sciophila</i> <i>lutea</i> Mg.	—	—	—	1	—
<i>Coelosia</i> <i>tenella</i> Ztt.	2	—	—	1	1
<i>Rondaniella</i> <i>dimidiata</i> Mg.	4	—	—	1	1
<i>Docosia</i> <i>gilvipes</i> Hal.	1	1	2	1	1
<i>Allodia</i> sp.	2	3	2	—	—
<i>Exechia</i> <i>spinigera</i> Winn.	1	—	2	—	—
<i>Brachypeza</i> <i>obscura</i> Winn.	—	2	—	—	—
<i>Mycetophila</i> <i>flava</i> Winn.	—	—	—	—	1

в систематически близких видах грибов. Так, например, плодовые тела представителей рода *Suillus* — масленка позднего и моховика желто-бурого характеризуются энтомокомплексами, имеющими сходное соотношение доминирующих семейств двукрылых (см. рис.; б, в). Вместе с тем они являются наиболее привлекательными для одних и тех же видов *Mycetophiloidea* (табл. 1). То же можно сказать и о карпофорах осиновика желто-бурого и березовика обыкновенного, относящихся к роду *Leccinum*, имеющих свою специфическую фауну двукрылых. Комплексу *Diptera* плодовых тел белого гриба (см. рис.; а), близкому по соотношению доминирующих семейств к таковым грибов рода *Suillus*, присущи другие характерные виды *Mycetophiloidea*, что и отличает его от них.

Таким образом, комплексы двукрылых, формирующиеся в карпофорах болетовых грибов, характеризуются как определенным соотношением представителей различных семейств, так и наличием видов с высокой степенью избирательности по отношению к субстрату. Как то, так и другое обстоятельство, по-видимому, связано с определенными особенностями карпофоров отдельных видов грибов (химическим составом, особен-

ностями и темпами разложения плодовых тел, их консистенцией). Однако окончательное решение данного вопроса нуждается в проведении специальных исследований.

Выводы

1. В качестве обитателей плодовых тел, рассматриваемых нами пяти видов *Boletaceae* в Карелии отмечены представители 17 семейств *Diptera*.

2. Основу комплексов двукрылых, развивающихся в плодовых телах всех исследованных видов *Boletaceae*, составляют представители семейств: *Mycetophilidae*, *Anthomyiidae*, *Muscidae*, *Drosophilidae*, *Sphaeroceridae* и *Limoniidae*.

3. Соотношение между представителями этих доминирующих семейств может быть использовано для характеристики особенностей группировок двукрылых, складывающихся в карпофорах различных видов грибов.

4. Другой важной характеристикой комплексов двукрылых плодовых тел различных грибов является наличие в них видов с ярко выраженной избирательностью по отношению к субстрату, что показано на примере *Mycetophiloidea*.

5. По указанным характерным особенностям сходными оказываются комплексы двукрылых, связанные с плодовыми телами систематически близких видов *Boletaceae*.

С. Н. Кивиниеми

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ МЕЖДУ СОБОЙ И С ГРИБАМИ ДРУГИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП*

При развитии корней древесных растений в почве микоризные грибы вступают в контакты с микрофлорой ризосферы, среди которой встречаются другие виды микоризных грибов, а также грибы сапротрофы, ксилотрофы и паразиты. Очевидно, характер взаимоотношений с ними будет определять, насколько успешно микоризные грибы распространяются в ризосфере растения и вступают с ним в симбиоз. Трудности выделения микоризных грибов в чистые культуры, невозможность в большинстве случаев определения систематической принадлежности встречаемого в естественных условиях мицелия ми-

* Работа выполнена под руководством В. И. Шубина.

коризных грибов явились причиной слабой их изученности. Это относится и к вопросу взаимоотношений микоризных грибов. Между тем в связи с повышением интереса к искусственной микоризации, большое значение имеет изучение взаимоотношений микоризных грибов друг с другом, так как это необходимо для подбора возможных сочетаний симбионтов при подготовке микоризного материала. Учитывая, что в почве и особенно в почве ризосферы растений всегда присутствуют микроорганизмы, важно знать характер взаимоотношений микоризных грибов с доминирующими почвенными микроорганизмами. Все большее внимание исследователей привлекает возможность использования микоризных грибов для защиты корней древесных растений от патогенных. Поэтому необходимо выявить микоризные грибы, обладающие высокой активностью против патогенных.

Из сказанного видно, что изучение вопроса взаимоотношений микоризных грибов имеет не только теоретическое, но и практическое значение. Обзор литературы по данному вопросу дан в статье В. И. Шубина настоящего сборника, и поэтому на нем нет необходимости останавливаться. Литературные источники будут использованы при анализе полученных материалов.

В задачу исследований входило:

1. Изучение взаимоотношений микоризных грибов друг с другом. При этом большее внимание уделялось видам, образующим микоризы в лесных питомниках, или же лесным культурам I класса возраста (например, лаковица розовая, масленок поздний и др.).

2. Изучение взаимоотношений микоризных грибов с *Penicillium cyclosporum*. Пенициллы доминируют в спермосфере семян и ризосфере хвойных древесных пород, обладают высокой антибиотической активностью. Отсюда способность микоризных грибов даже к совместному существованию очень важна для успешного развития в ризосфере корней и их инокуляции.

3. Изучение взаимоотношений микоризных грибов с видами р. *Fusarium*. Фузариоз — распространенная болезнь в посевных отделениях лесных питомников. В то же время, согласно литературным данным, более раннее микоризообразование защищает корни сеянцев от фузариоза. Причем микоризные грибы различаются по активности в отношении патогена.

4. Изучение взаимоотношений микоризных грибов с грибами сапротрофами и ксилотрофами. С помощью микоризы древесные растения приобретают способность использовать органи-

ческое вещество на ранней стадии разложения и даже расти на гнилой древесине. Поэтому определенный интерес представляют взаимоотношения микоризных грибов с активными разрушителями лесной подстилки и древесины. Среди последних нами отдано предпочтение съедобным видам грибов, особенно представляющим интерес для искусственного разведения.

Взаимоотношения грибов изучали методом совместного выращивания на агаровой и жидких средах. Применяли сосуло-агар и синтетическую среду (с агаром или без агара), составленную М. Мозером (1963) для выращивания микоризных грибов. Среда стерилизовали при 0,5 атмосферы в течение 30 минут. В среду М. Мозера витамины добавляли после стерилизации. Посев культур производили мицелием на блоках в виде цилиндров диаметром 7 мм. Использовали хорошо развитые (10—30-дневные, в зависимости от скорости роста) культуры грибов.

В работе использованы штаммы чистых культур грибов макромицетов (микоризные, сапротрофы и ксилотрофы), имеющиеся в Институте леса Карельского филиала АН СССР.* Культуры козляка (№ 0300), масленка позднего (№ 0314), масленка листовничного (№ 0311) и свинушки тонкой (№ 0414) получены из проблемной лаборатории по изучению физиологически активных веществ Ботанического института АН СССР. *Penicillium cyclosporum* выделен с семян сосны обыкновенной и определен в лаборатории физиологии грибов Института микробиологии и вирусологии АН УССР. Из этой лаборатории получены все штаммы видов рода *Fusarium* за исключением одного штамма *F. oxysporum*, который взят из отдела лесозащиты ЛенНИИЛХа.

Вирусентность штамма *F. oxysporum*, полученного из ЛенНИИЛХа, проверена в посевах сосны на кварцевом песке. На агаровых средах взаимоотношения грибов оценивали визуально по характеру роста мицелиев в зоне встречи колоний.

Отмечены следующие особенности роста мицелиев:

мицелий одного вида нарастает на другой. Рост колоний со стороны сближения не замедляется или замедляется. При замедлении роста колоний один вид часто образует по пограничной полосе более пышный воздушный мицелий;

по границе сближения колоний рост мицелия прекращается. Колонии соприкасаются краями или же между ними сохраняется свободная полоса — зона торможения, часто окрашенная выделениями одного или обоих видов.

* Культуры лисички настоящей и лаковицы розовой не идентифицированы.

При значительной разнице в росте мицелий быстрорастущего вида обрастает с боков колонию медленнорастущего, в дальнейшем может происходить нарастание одного вида на другой или взаимная остановка роста с зоной или без зоны торможения.

Наиболее сложным для классификации взаимоотношений является первый случай. Нарастание одного мицелия на другой может быть следствием различий в скорости роста или способности одного вида к более интенсивному образованию воздушного мицелия. Нижний мицелий может замедлить рост из-за ухудшения аэрации и снабжения элементами питания. Ухудшение роста мицелия может быть и результатом выделения другим видом фунгистатических веществ. Поэтому в литературе нарастание одного мицелия на другой расценивается и как проявление антагонизма (Мелик-Хачатрян, Вартапенян, 1977), и как нейтральные взаимоотношения (Суворов, 1970). Для правильной классификации взаимоотношений в рассматриваемом случае одной визуальной оценки роста мицелия недостаточно и необходимо использовать дополнительные материалы. Например, в наших опытах на сусло-агаре лаковица розовая и чеснокник без задержки роста нарастали на колонию *F. oxysporum*. На жидкой среде М. Мозера в этих комбинациях лаковица розовая сохранила более интенсивный рост, тогда как накопление биомассы чеснока резко снизилось, т. е. в жидкой среде фузариум подавил развитие чеснока, а лаковица розовая, наоборот, ослабила рост фузариума. Очевидно, среди грибов, нарастающих на другую колонию, могут быть виды, перспективные для защиты от патогенных грибов. Так, в опытах Стака и Синклера (Stack, Sinclair, 1975) лаковица розовая не проявила антагонизма к *F. oxysporum* при взаимодействии культур, в то же время защитила корни сеянцев пихты от поражения патогеном. Из сказанного видно: оценка взаимоотношений по нарастанию мицелия довольно условна и полученные материалы следует расценивать как предварительные.

Взаимную остановку роста мицелиев, особенно с образованием зоны торможения, обычно расценивают как проявление антагонизма грибов в изучаемой комбинации.

На жидкой среде Мозера взаимоотношения оценивали по характеру роста мицелиев и накоплению биомассы при раздельном и совместном выращивании сравниваемых видов. Мицелий отделяли фильтрованием на бумажных фильтрах и подсушивали при 105°C до постоянного веса. В конце опыта определяли конечную рН среды.

В лесных питомниках таежной зоны наиболее распространена лаковица розовая, образующая микоризы у большинства лесообразующих пород (Шубин, 1964, 1973). В опытах Стака и Синклера (Stack, Sinclair, 1975) внесение базидиоспор лаковицы розовой повысило устойчивость всходов пихты дугласовой от поражения корней *F. oxysporum*. Поэтому изучению взаимоотношений лаковицы розовой нами было уделено больше внимания, чем другим микоризным грибам.

При совместном посеве на сусло-агаре лаковица уже в течение первых 10 дней нарастала на колонии таких микоризных грибов, как козляк, масленок поздний, осиновик желто-бурый, рыжик сосновый, свинушка тонкая, а также сапротрофа *Collybia dryophila* и ксилотрофа опенка летнего. Следующую группу составили грибы, колонию которых лаковица в течение первых 10 дней обрастала, а к 20-му происходило нарастание лаковицы на колонию испытываемых грибов (лисичка настоящая, моховик желто-бурый и свинушка толстая). Наконец, сапротроф чеснокник задерживал рост лаковицы в течение 20 дней, а к 30-му лаковица стала нарастать на чеснокник.

Таким образом, лаковица розовая — наиболее активная из сравниваемых видов грибов. Однако часть видов задерживала рост мицелия лаковицы, особенно заметно это проявилось у чеснока. Среди грибов, на которые лаковица нарастала без задержки роста или с некоторой остановкой в росте, имеются представители микоризных и сапротрофных грибов, а также грибы, обладающие быстрым и медленным ростом мицелия.

Остальные сравниваемые грибы по взаимоотношению можно разделить на три группы:

первую составляют виды, когда один из сравниваемых грибов нарастает на другой без остановки роста в зоне соприкосновения колоний. Среди микоризных — это нарастание лисички настоящей на мухомор красный, козляка — на свинушку тонкую, чеснока — на лисичку настоящую, свинушку тонкую, рыжик сосновый и *Collybia dryophila*;

вторую — грибы со взаимной остановкой роста без образования разделительной зоны (лисичка настоящая и свинушка толстая, волоконица гребенчатая и строчок обыкновенный, свинушка тонкая и рыжик сосновый);

третью — грибы, у которых между прекратившими рост колониями образуется разделительная зона, очевидно, обусловленная выделением фунгистатических веществ. При этом не всегда можно установить, какой из сравниваемых видов или оба гриба выделяют такие вещества. Особенно сомнительны случаи, когда оба вида окрашивают среду в одинаковый цвет

или не окрашивают. Поэтому не всегда указывается вид, обладающий фунгистатическим свойством. Рассматриваемую группу составляют свинушка толстая, проявившая фунгистатический эффект по отношению к чесночнику и *Collybia dryophila*, моховик желто-бурый — к осиновику желто-бурому; масленок поздний — к масленку лиственничному; лисичка настоящая и *Collybia dryophila*. У последних двух пар не выявлен вид, образующий фунгистатические вещества.

Можно предположить, что взаимоотношения грибов первых двух групп менее стабильны и в большей степени будут опре-

деляться внешними условиями. Среди них многие пары, видимо, могут совместно существовать, занимая одинаковые экологические ниши. У грибов третьей группы возможны антагонистические отношения в принятых для опыта комбинациях пар. Из этой группы следует выделить свинушку толстую, которая ограничивает рост интенсивно растущего сапротрофа чесночника. Довольно четкую раздельную буровато-коричневую зону, задерживающую рост осиновика желто-бу-

рого, образует моховик желто-бурый.

Взаимоотношения микоризных, сапротрофных и ксилотрофных грибов с *Penicillium cyclopium* изучали в совместных посевах на сусло-агаре. Отмечено нарастание большинства испытываемых видов микоризных грибов — волоконницы гребенчатой, козляка, лаковицы розовой, лисички настоящей, масленка позднего, мокрухи розовой, моховика желто-бурого, мухомора красного, свинушки толстой, строфарии Горнеманна, а также сапротрофов — строчка обыкновенного и чесночника на *P. cyclopium*



Рис. 1. Нарастание лаковицы розовой (слева) и чесночника (справа) на *Penicillium cyclopium*. Возраст культур 30 дней.

(рис. 1). Подобное нарастание чесночника на *P. cyclopium* отмечали М. Я. Зерова и Г. Л. Рожено (1970). Меньше обнаружено видов микоризных (березовик обыкновенный и рыжик сосновый) и сапротрофных (дождевик шиповатый) грибов, на колонии которых нарастал мицелий *P. cyclopium*. Масленок лиственничный нарастал на колонию *P. cyclopium*, в то же время на колонии масленка наблюдался рост отдельных мелких колоний *P. cyclopium*. При этом масленок образовывал крупные капли коричневых экссудатов.

Таким образом, большинство микоризных грибов, при наличии благоприятных условий, очевидно, могут расти совместно с *P. cyclopium*. Этот факт интересен, так как пенициллы доминируют в почвах таежной зоны. Кроме того, видимо, некоторые микоризные грибы при благоприятных для их роста условиях подавляют развитие пенициллов. Об этом свидетельствуют результаты следующего опыта с лаковицей розовой.

При проращивании семян сосны на стерильной фильтровальной бумаге в чашках Петри отмечено образование около большинства семян колоний спороносящих пенициллов. После удаления семян на фильтровальную бумагу наливали охлажденный до $+40^{\circ}\text{C}$ сусло-агар слоем 6—8 мм. Часть чашек оставалась для контроля, а на остальных произведен посев 10 блоков диаметром 7 мм с культурой лаковицы. Повторность 3-кратная.

Через 10 дней на поверхности агаровой среды контроля появились колонии пенициллов, которые на 20-й обильно спороносили. В варианте с лаковицей поверхность среды заросла мицелием лаковицы, а пенициллы отсутствовали (рис. 2). На 30-й отмеченная картина сохранилась. При посеве кусочков фильтровальной бумаги, взятой из-под сусло-агара с лаковицей на сусло-агар, пенициллы не появились, т. е. под культурой лаковицы в течение месяца споры и мицелий пенициллов на фильтровальной бумаге потеряли жизнеспособность.

Взаимоотношения микоризных и других грибов с *Fusarium oxysporum* изучали в совместных посевах на сусло-агаре. По характеру взаимоотношений можно выделить четыре группы грибов.

Первую, самую многочисленную, представляют грибы, на колонии которых нарастал фузариум. Это — микоризные белый гриб, березовик обыкновенный, козляк, масленок лиственничный, моховик зеленый, мухомор красный, рыжик сосновый и сапротроф навозник. Вторую — составляют виды, мицелии которых нарастают на колонию фузариума. Сюда относятся лаковица розовая, свинушка толстая, свинушка тонкая

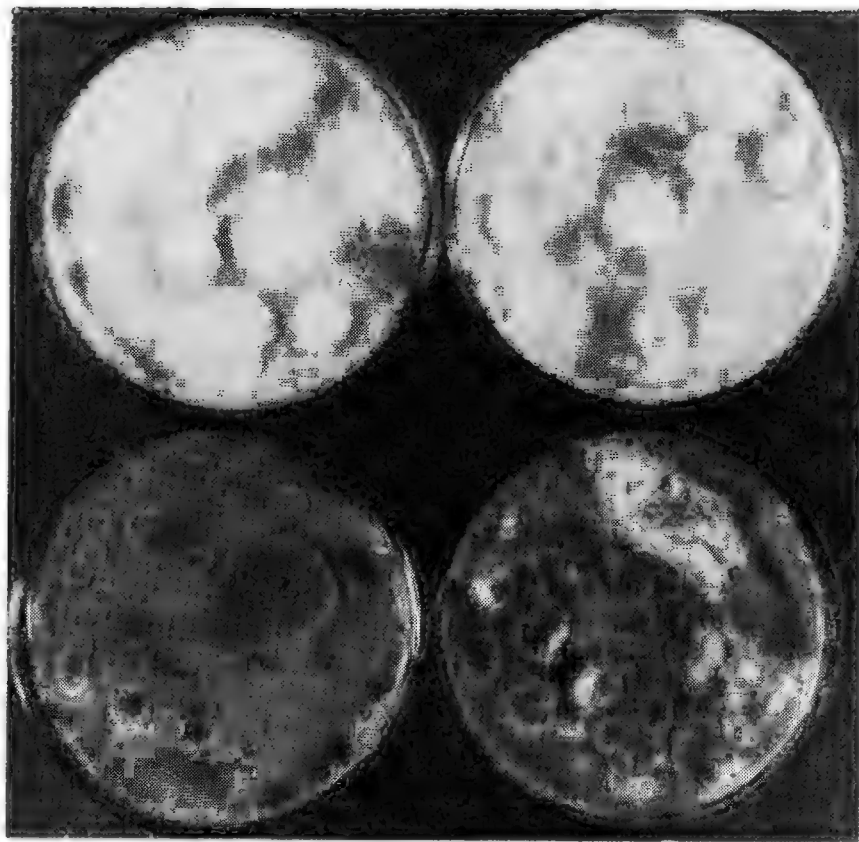


Рис. 2. Подавление лаковицей розовой грибов рода пенициллиум (сверху), развитие пенициллов при отсутствии лаковицы розовой (снизу).

и строфария Горнеманна. Для грибов третьей характерна остановка роста при контакте с колонией фузариума без образования разделительной зоны. Ее составляют микоризообразователи волоконница гребенчатая, колпак кольчатый, сапротроф строчок обыкновенный и ксилотроф вешенка обыкновенная. Четвертую — составили грибы, колонии которых фузариум только обрастал с боков. Ее представляют масленок поздний и моховик желто-бурый. Оба вида медленно растущие и, видимо, выделяют активные вещества, препятствующие нарастанию фузариума.

Таким образом, фунгистатическое влияние проявили грибы третьей и четвертой групп. В то же время можно предполагать, что во второй также содержатся виды, способные ограничить развитие *F. oxysporum* благодаря большей энергии роста.

Изучение взаимоотношений грибов с *F. oxysporum* было продолжено, причем параллельно на сусло-агаре и жидкой среде Мозера (по 30 мл среды в 100 мл колбах). Повторность опыта 3-кратная. Испытывали взаимоотношения микоризных — лаковицы розовой, масленка позднего, моховика желто-бурого, свинушки толстой и сапротрофа чесночника. На жидкой среде выращивали отдельно каждый вид и совместно с фузариумом, который подсеивали к 5-дневной культуре сравнимого вида. Результаты опыта учитывали на 10, 20 и 30 день. В конце опыта определяли pH среды и сухой вес мицелия. В совместных посевах вес мицелия определяли отдельно для каждого вида или общий, если из-за особенностей роста колонии было невозможно разделить (табл. 1).

Лаковица розовая хорошо росла на обеих средах и на 10 день после посева покрыла почти всю поверхность среды. При совместном росте мицелий лаковицы нарастал на колонию фузариума. В то же время оба гриба образовывали на жидкой среде отдельные колонии, легко отделяемые друг от друга.

Очевидно, это свидетельствует о том, что оба вида сохраняют нормальную жизнедеятельность, взаимно ограничивая рост мицелия. По сравнению с раздельным ростом, масса мицелия при совместном выращивании у лаковицы уменьшилась на 17, а у фузариума на 44%. Лаковица проявила наибольшую активность в освоении элементов питания, что выразилось в меньшем ослаблении роста по сравнению с фузариумом.

Взаимоотношения можно расценивать как взаимно ограничивающие рост. При этом на обеих средах лаковица проявила большую конкурентную способность.

Масленок поздний — рост на жидкой среде первоначально слабый, затем интенсивный, мицелий преимущественно субстратный. При совместном культивировании у обоих видов образовались мелкие колонии. Масса мицелиев при этом была на 48% меньше, чем при раздельном выращивании. Взаимоотношения видов можно оценивать как антагонистические с нарушением нормальных физиологических процессов.

Моховик желто-бурый на твердой среде резко ухудшал рост фузариума, мицелий которого приобретал ярко-малиновую окраску. На жидкой среде моховик растет по краям колбы, тогда как фузариум образует субстратный мицелий в виде мелких розоватых колоний. Вес мицелия грибов при совместном

Особенности развития грибов в отдельности (—)

Среда	Сроки наблюдений, дни	Характеристика роста			
		лаковица розовая		масленок поздний	
		—	+	—	+
Сусло-агар	5	Рост интенсивный	Подсев фузариума	Опыт не проводился	
	10	"	Нарастание лаковицы на фузариум		
	20	Полное заращение среды	Полное на-растание лаковицы		
	30	Мицелий белый, среда не окрашена	Среда не окрашена		
Оценка взаимоотношений		Нарастает лаковица			
Мозера (без агара)	5	Рост интенсивный	Подсев фузариума	Мелкие колонии на поверхности	Подсев фузариума
	10	Полное заращение среды	Бледно-фиолетовая колония фузариума	Развитие колоний	Колонии масленка
	20	Рост по стенкам колбы	Полное на-растание лаковицы на фузариум	"	Мелкие колонии фузариума
	30	Мицелий розоватый, среда не окрашена	Рост колоний раздельный, среда не окрашена	Мицелий поверхностный и глубокий	То же, малиновая окраска фузариума
Оценка взаимоотношений		Нарастает лаковица		Подавление фузариума	

и совместно (+) с *Fusarium oxysporum*

мицелия при сочетаниях					
моховик желто-бурый		свинushка толстая		чесночник	
—	+	—	+	—	+
Мицелий редкий	Подсев фузариума	Рост на инокулюме, окрашивающие среды	Подсев фузариума	Рост интенсивный	Подсев фузариума
По всей среде	Слабый рост фузариума	Рост хороший	Быстрес-растет фузариум	"	Колонии не соприкасаются
"	Фузариум ярко-малиновый	Обильный мицелий	Фузариум обрастает колонию свинushки	Полное заращение среды	Нарастает чесночник
"	Рост слабый	То же, среда зеленоватая	Свинushка нарастает на фузариум	Среда не окрашена	Полное нарастание чесночника
Подавление фузариума (антагонизм)		Нарастает свинushка		Нарастает чесночник	
Мицелий редкий	Подсев фузариума	Рост на инокулюме, среда желтоватая	Подсев фузариума	Поверхностный и глубокий рост	Подсев фузариума
По всей среде	Рост моховика по стенкам колбы	Медленный рост	Рост фузариума	Рост интенсивный	Колонии не соприкасаются
Преобладает глубокий мицелий	Фузариум розоватый у дна	"	Фузариум по всей среде	"	Интенсивнее растет фузариум
"	"	"	Мицелий пленкой с ярко-малиновыми пятнами	Полное заращение, среда не окрашена	Раздельный рост
(антагонизм)		Подавление свинushки (антагонизм)		Подавление чесночника (антагонизм)	

выращивании на 51% меньше, чем при раздельном росте. Взаимоотношения антагонистические с нарушением нормы, особенно у фузариума.

Свинушка толстая на твердой среде растет интенсивно. При подсеве фузариума последний растет быстрее, обрастая колоннию свинушки. В дальнейшем мицелий свинушки нарастает на колоннию фузариума. Характерно образование фузариумом обильного воздушного мицелия в зоне соприкосновения с колонией свинушки, а у свинушки — обильных экссудатов при нарастании на фузариум. На жидкой среде свинушка растет медленно, вес биомассы минимальный из всех сравниваемых видов — 285 мг. При подсеве фузариума мицелий свинушки почти исчезает и фузариум занимает всю среду. Вес мицелиев при совместном выращивании на 39% меньше, чем при раздельном. Очевидно, такое уменьшение массы мицелия произошло в основном за счет подавления роста свинушки.

Взаимоотношения на твердой среде можно рассматривать как взаимно ограничивающие рост. При этом свинушка сохраняет более высокую активность. На жидкой среде фузариум подавляет развитие свинушки.

Чесночник — рост на обеих средах хороший. Накопление биомассы на жидкой среде максимальное из всех видов (1250 мг). При совместном выращивании на твердой среде после взаимной остановки при контакте краев колоний мицелий чесночника нарастает на фузариум (рис. 3А). На жидкой среде рост чесночника при подсеве фузариума резко замедляется, биомассы накопилось в 3,6 раза меньше, тогда как фузариума только на 10% по сравнению с выращиванием отдельно. Так же как в случае с лаковицей, колонии выражены и легко разделяются.

Взаимоотношения на обеих средах можно рассценивать как взаимно ограничивающие рост. При этом на твердой среде более конкурентоспособен чесночник, тогда как на жидкой значительно активнее фузариум.

Результаты второго опыта с микоризными грибами на сусло-агаре по оценке взаимодействия с *F. oxysporum* полностью совпали с данными для этих же видов, приведенными в первом опыте. Интересны особенности роста совместных с фузариумом культур на жидкой среде Мозера. Эта среда составлена для выращивания микоризных грибов и содержит больше сахаров, чем сусло-агар, а также витамины. Взаимоотношения грибов с фузариумом на сусло-агаре и жидкой среде совпадают, но есть и различия. Идентичны результаты по лаковице розовой, которая сохранила более интенсивный рост на



Рис. 3. Нарастание чесночника на *Fusarium oxysporum* (А) и обрастание колонии чесночника мицелием *F. oxysporum* (Б). Возраст культур 20 дней.

обеих средах. Масленок поздний и моховик желто-бурый по результатам двух опытов на сусло-агаре выделяли фунгистатические вещества, ограничивающие рост фузариума (рис. 3Б). Аналогичный результат получен и на жидкой среде. Свинушка толстая на сусло-агаре была активнее фузариума, однако на жидкой среде фузариум полностью подавил рост свинушки. Резкое ухудшение под влиянием фузариума роста на жидкой среде по сравнению с выращиванием на сусло-агаре отмечено у чеснока. Очевидно, фузариум выделяет фунгистатические вещества, которые слабо диффундируют в сусло-агаре, но в жидкой среде проявляют сильное воздействие на отдельные виды грибов.

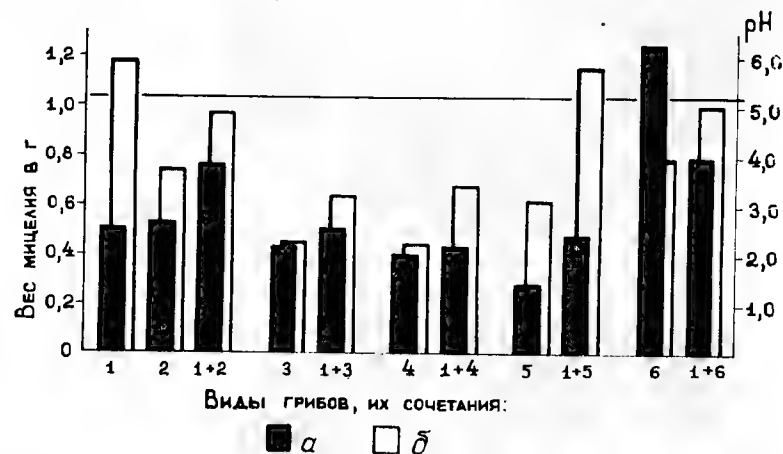


Рис. 4. Накопление биомассы и изменение pH жидкой среды при раздельном и совместном с *Fusarium oxysporum* выращивании грибов. 1 — *F. oxysporum*; 2 — лаковица розовая; 3 — масленок поздний; 4 — моховик желто-бурый; 5 — свинушка толстая; 6 — чеснок. α — сухой вес мицелия, β — pH среды в конце опыта. Линия сверху — pH среды до опыта.

Особенностью роста фузариума на жидкой среде является образование пленок с заменой мицелиальной формы дрожжеподобной. Аналогичное явление у *F. oxysporum* при росте на средах с высоким содержанием углеводов отмечено В. И. Билай и И. А. Элланской (1978).

При раздельном выращивании все грибы, за исключением фузариума, подкисляют среду (рис. 4). Особенно низкое значение pH у моховика желто-бурого (2,17) и масленка позднего (2,2). Фузариум подщелачивает среду с 5,3 до 5,85. При сов-

местном выращивании грибов с фузариумом во всех случаях, за исключением свинушки толстой, значение pH ниже исходной, но, как правило, выше, чем при выращивании одной культуры, т. е. конечное значение pH среды при совместном выращивании грибов явилось результатом подкисляющего действия испытываемых на взаимоотношения грибов и подщелачивающего влияния фузариума. Согласно литературным данным оптимальный рост и наибольшая патогенность у *F. oxysporum* наблюдается при pH 7,0—8,0 (Загурский и др., 1978).

При подсеве фузариума к свинушке толстой pH среды возросла так же, как при выращивании только фузариума, т. е. подкисляющего влияния свинушки на среду не проявилось. Это согласуется с отмеченным выше фактом полного подавления роста мицелия свинушки культурой фузариума. Слабое подкисление среды отмечено также при выращивании с фузариумом лаковицы розовой и чеснока. В обоих случаях отмечено подавление роста испытываемых грибов (особенно чеснока) и формирование отдельных колоний. Очень резко снизилось pH при выращивании фузариума с моховиком желто-бурым и масленком поздним. Отмеченная в этих случаях высокая активность микоризных грибов в воздействии на pH среды проявилась в таких особенностях роста фузариума, как образования им ярко окрашенных мягких колоний.

Таким образом, из полученных данных видно, что изменение величины pH при изучении взаимоотношений фузариума с микоризными и сапротрофными грибами может служить важным вспомогательным оценочным показателем. Очевидно также, что pH среды может повлиять на характер взаимоотношений.

Для проверки последнего положения нами был поставлен опыт с совместным выращиванием грибов разных экологических групп на агаровой среде Мозера с pH 3,0; 5,6 и 7,0.

Мицелий лаковицы розовой и моховика желто-бурого на 10 день наблюдений приостанавливает рост, причем при pH 3,0 образуется зона, тогда как при более высоком значении pH мицелий соприкасаются краями колоний (табл. 2). В последующий период мицелий лаковицы обрастал колонии моховика на кислой среде, а на средах с pH 5,6 и 7,0 лаковица розовая нарастала на колонию моховика.

Следовательно, при низком значении pH моховик желто-бурый обладает большей активностью и задерживает дальнейший рост лаковицы. Это согласуется с наблюдениями Л. В. Еремеевой о сильном подкислении среды культурой моховика желто-бурого (см. статью в данном сб.).

Таблица 2

Взаимоотношения грибов на агаровой среде Мозера при разных значениях pH

Виды грибов	рН 3,0				рН 5,6				рН 7,0							
	Дни наблюдений															
	10	15	18	22	32	10	15	18	22	32	10	15	18	22	32	
Лаковица розовая (а) и моховик желто-бурый (б)	=19	а(б)	а(б)	а(б)	—	а5	$\frac{а}{б}$	$\frac{а}{б}$	—	—	а5	$\frac{а}{б}$	$\frac{а}{б}$	—	—	
Лаковица розовая (а) и чеснокник (б)	=21	а6	а(б)	а(б)	а(б)	=10	а(б)	а(б)	а(б)	а(б)	=10	а(б)	а(б)	а(б)	а(б)	
Моховик желто-бурый (а) и чеснокник (б)	=50	=45	б(а)	б(а)	$\frac{б}{а}$	=26	$\frac{б}{а}$	б(а)	б(а)	б(а)	=49	=39	=22	=16	—	
Фузариум (а) и лаковица розовая (б)	=3	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	—	—	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	—	—	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	—	—	
Фузариум (а) и чеснокник (б)	=25	а6	$\frac{б}{а}$	—	—	а6	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	—	—	а5	$\frac{б}{а}$	$\frac{б}{а}$	—	—	
Фузариум (а) и моховик желто-бурый (б)	=36	31	=25	=17	$\frac{б}{а}$	а6	а(б)	а(б)	а(б)	$\frac{б}{а}$	=25	=10	а(б)	а(б)	$\frac{а}{б}$	

Примечание. =10 — колонии не соприкасаются, цифра справа — ширина зоны между ними, а5 — колонии соприкасаются, а(б) — вид, обрастающий колонию другого вида, указанного в скобках, $\frac{а}{б}$ — над чертой — вид, нарастающий на колонию другого вида, справа — ширина зоны нарастания в мм.

Таблица 3

Взаимоотношения лаковицы розовой с патогенными грибами рода *Fusarium*

Виды грибов	Дни наблюдений		Примечание
	6	9	
<i>Fusarium avenaceum</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 4	$\frac{Л}{Ф}$	Наращивание медленное
<i>F. lateritium</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 12	$\frac{Л}{Ф}$ +	—
<i>F. graminearum</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 2	$\frac{Л}{Ф}$ 7	Лаковица образует вал и нарастает
<i>F. semitectum</i>	Л Ф	Л Ф	По границе яркая малиновая линия
<i>F. sporotrichiella</i>	ЛФ	$\frac{Л}{Ф}$ 3	Наращивание очень медленное
<i>F. solani</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 4	$\frac{Л}{Ф}$ +	—
<i>F. moniliforme</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 3	$\frac{Л}{Ф}$ +	—
<i>F. sambucinum</i>	Л - Ф	$\frac{Л}{Ф}$ 15	—
<i>F. gibbosum</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 7	$\frac{Л}{Ф}$ +	—
<i>F. culmorum</i>	Л - Ф	Л - Ф	По границе коричневая линия
<i>F. heterosporum</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 4	$\frac{Л}{Ф}$ +	—
<i>F. oxysporum</i>	$\frac{Л}{Ф}$ 3	$\frac{Л}{Ф}$ +	—

Примечание. Обозначения см. в табл. 2.

Лаковица и чеснокник также приостанавливают рост с образованием зоны, большей при pH 3,0, но в дальнейшем лаковица розовая нарастает на колонию чесноканика при всех значениях pH.

Для моховика желто-бурого и чесноканика характерна взаимная остановка роста с образованием значительной раздели-

тальной зоны, которая сохранялась довольно долго (при pH 7,0 даже на 22 день наблюдений). В дальнейшем при pH 3,0 и 5,6 чеснок сначала обрастал колонией моховика, а затем его мицелий стал нарастать на колонию моховика. При pH 7,0 наоборот, моховик нарастал на колонию чеснока. Оба вида характерны для насаждений с грубой подстилкой и повышение активности моховика желто-бурого при высоком значении pH, очевидно, свидетельствует о его способности в большей степени воздействовать на субстрат.

При совместном выращивании *F. oxysporum* и лаковицы розовой при всех значениях pH отмечено нарастание лаковицы на колонию фузариума.

У фузариума и моховика желто-бурого из-за медленного роста моховика взаимоотношение оценено только на 32 день наблюдений. Отмечено нарастание моховика на фузариум. При pH 5,6, начиная с 15 дня, фузариум обрастает колонию моховика. Однако на 32-й мицелий моховика нарастает на колонию фузариума. При pH 7,0 фузариум начал обрастать колонию моховика несколько позднее, чем на среде с pH 5,6, но при последнем наблюдении мицелий фузариума нарастал на колонию моховика, т. е. при кислой и слабокислой реакции среды моховик был активнее, тогда как при нейтральной — активнее фузариум.

Фузариум и чеснок — при всех значениях pH чеснок нарастал на колонию фузариума.

Таким образом, взаимоотношения грибов при кислой, слабкокислой и нейтральной реакции питательной среды в ряде случаев оказались специфичными. Так, при pH 7,0 моховик желто-бурый нарастал на чеснок, а фузариум — на моховик, тогда как при pH 3,0 и 5,6 наблюдалась обратная картина. В то же время лаковица и чеснок нарастали на фузариум при всех значениях pH. Интересно, что лаковица оказалась более активной по отношению ко всем сравниваемым видам разных экологических групп в заданных значениях pH. В опытах Маркса и Зака (Marx, Zak, 1965) лаковица розовая образовывала обильную микоризу у сеянцев сосны при pH от 4 до 6,6, тогда как другие виды микоризных грибов были активны в более узких значениях pH.

Полегание всходов древесных пород, кроме *F. oxysporum*, вызывают и другие представители этого рода (*F. solani*, *F. culmorum* и др.). Поэтому нами изучалось взаимоотношение лаковицы розовой с 12 видами рода *Fusarium*. Уже на 6 день (табл. 3) лаковица выросла на большинство видов р. фузариум. На 9-й она полностью закрыла колонии 7 видов фузариу-

ма. Более медленно нарастала лаковица на *F. graminearum*, *F. sporotrichiella* и *F. avenaceum*. В частности, *F. graminearum* сначала нарастал на край колонии лаковицы, но затем лаковица, после образования обильного воздушного мицелия на границе колонии, стала нарастать на фузариум. При росте *F. sambucinum* с лаковицей первоначально образовалась зона торможения, но затем лаковица стала нарастать на фузариум. И наконец, при росте *F. culmorum* и *F. semitectum* с лаковицей образовалась ярко окрашенная зона торможения, которая сохранилась до конца наблюдений. В данном случае взаимоотношения грибов можно расценивать как антагонистические.

Таким образом, по отношению к видам рода фузариум лаковица розовая проявляет различную активность от различной интенсивности нарастания на колонию фузариумов до антагонизма.

Выводы

1. Методом совместного выращивания изучены взаимоотношения микоризных грибов между собой, а также с сапротрофами — чесночком и *Collybia dryophila*, ксилотрофом опенком летним, с сапротрофом, обладающим фитотоксическим свойством, — *Penicillium cyclosporum* и патогеном *Fusarium oxysporum*.

2. Среди микоризных грибов следует отметить лаковицу розовую, которая нарастала на мицелий всех других микоризных грибов, а также сапротрофов. Антагонистические свойства по отношению к чесночку проявили свинушка толстая и лиственничка настоящая. Слабой конкурентной способностью обладают свинушка тонкая и рыжик сосновый. Из сапротрофов довольно активен чеснок, мицелий которого нарастал на лиственничку настоящую, свинушку тонкую и рыжик сосновый.

3. Большинство микоризных грибов обладает более интенсивным ростом по сравнению с *Penicillium cyclosporum*. Исключение составили березовик обыкновенный и рыжик сосновый, на колонии которых нарастал пенициллий. Лаковица розовая проявила по отношению к *P. cyclosporum* не только фунгистатическое, но и фунгицидное действие.

4. *Fusarium oxysporum* при совместном выращивании на сусло-агаре нарастает на большинство микоризных грибов. Такие грибы как лаковица розовая, свинушка толстая, свинушка тонкая и строфария Горнеманна нарастали на колонию фузариума. Масленок поздний и моховик желто-бурый являются антагонистами для фузариума.

На жидкой среде рост фузариума подавлялся масляным поздним и моховиком желто-бурым, слабее лаковицей розовой. Фузариум резко ослабил рост чесночника и подавил развитие свинушки тонкой.

5. Все испытанные микоризные грибы, особенно моховик желто-бурый, маслянок поздний и чесночник, подкисляют питательную среду, тогда как *F. oxysporum* — подщелачивает. Изменение величины pH среды при совместном выращивании микоризных грибов с *F. oxysporum* может использоваться для оценки взаимоотношений.

6. Взаимоотношения грибов с *F. oxysporum* при pH 3,0; 5,6 и 7,0 в ряде случаев оказались специфичными.

Лаковица розовая и чесночник нарастали на *F. oxysporum* при всех pH среды. Моховик желто-бурый при pH 3,0 и 5,6 нарастал на *F. oxysporum*, тогда как на среде с pH 7,0 отмечена обратная картина. Чесночник нарастал на моховик желто-бурый при pH 3,0 и 5,6, а при 7,0 моховик — на колонию чесночника.

7. При совместном выращивании на сусло-агаре лаковица розовая интенсивно нарастала на большинство из 13 испытанных видов рода фузариум. В то же время отмечены как фунгистатические (*F. sambucinum*), так и антагонистические (*F. culmorum*, *F. semitectum*) взаимоотношения лаковицы и представителей рода фузариум.

8. Полученные данные расширяют сведения о взаимоотношениях микоризных и других экологических групп грибов, помогут развитию исследований взаимоотношений грибов с целью их практического использования.

А. И. Соколов

ВЛИЯНИЕ СТЕРИЛИЗАЦИИ НА ВСХОЖЕСТЬ И ЗАРАЖЕННОСТЬ МИКРООРГАНИЗМАМИ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

В процессе переработки и хранения семена сосны заражаются микроорганизмами. По многолетним данным Центральной контрольной станции лесных семян, зараженность хвойных грибами варьирует от 20 до 50% (Горшков, 1966).

Наиболее часто на семенах встречаются плесневые грибы (Журавлев, Соколов, 1947). При высеве таких семян на стерильные субстраты и питательные среды наблюдается быстрое разрастание плесневых грибов, что нежелательно в работе с чистыми культурами. Поэтому во время опытов с культурами

ми микоризных грибов особенно необходима надежная стерилизация семян (Шемаханова, 1962).

Для стерилизации посевного материала широко применяют спирт, сулему, азотнокислосеребро, перекись водорода, растворы, содержащие активный хлор (хлориты натрия, кальция, хлорамин, хлорная известь). После обработки сулемой, азотнокислым серебром, гипохлоритом требуется тщательная отмывка семян (Наумов, 1937; Красильников, 1966; Summerfield, 1972), что усложняет работу и увеличивает опасность загрязнения. Наиболее эффективным стерилизатором считают сулему (Наумов, 1937; Смирнов, 1970). Так, в опытах Н. М. Шемахановой (1962) стерильные семена были получены при обработке 0,1%-ным раствором сулемы (15 мин.) и 5%-ной хлорной известью (1,5 часа). Однако сулема в отличие от хлорной извести резко снизила всхожесть семян. Из стерилизаторов, содержащих активный хлор, рекомендуется также 4—6%-ный раствор хлорамина (Смирнов, 1970).

Наиболее многочисленны в литературе сведения о применении перекиси водорода. Для стерилизации семян использовали различные концентрации пергидроля: от 2—8 (Смирнов, 1970; Билай, 1973; Brown, Mikola, 1974) до 30% (Vanciga, Stotzky, 1976). Маркс (Marx, 1976) для получения стерильных сеянцев сосны выдерживал семена в 1%-ном H_2O_2 в течение 48 час., а затем поверхностно стерилизовал в 30%-ном растворе перекиси водорода (30 мин.). Барнетт (Barnett, 1976), исследовавший влияние пергидроля на всхожесть и зараженность семян, считает оптимальной стерилизацию 30%-ной перекисью водорода в течение часа.

Некоторые исследователи (Мантуровская, Сизова, 1967; Brown, Mikola, 1974) для получения стерильных проростков применяли обработку, при которой уничтожается лишь поверхностная микрофлора, а внутренняя инфекция остается (Наумов, 1937; Орлова, Голодная, 1959).

Обилие и разноречивость материала по стерилизации семян требуют его проверки для отбора наиболее эффективных, доступных, удобных и безопасных в работе дезинфицирующих средств, необходимых для проведения исследований с чистыми культурами микоризных грибов.

Стерилизация семян проводилась в химических стаканах или пробирках. Помещение перед работой обрабатывали бактерицидным облучателем в течение 1 часа. Были испытаны следующие вещества:

1) 1, 2, 4, 8, 25, 33%-ные растворы перекиси водорода при экспозиции от 5 мин. до 24 час.

- 2) 0,1%-ный раствор сулемы в течение 1, 10, 20 мин.,
- 3) этиловый спирт (96°) — 2 мин.,
- 4) 5%-ная хлорная известь — 0,5 и 1,5 час.,
- 5) 5%-ный раствор хлорамина — 0,5 и 1,5 час.,
- 6) промывка стерильной водой — 5 мин.

После обработки семена четыре раза промывали стерильной водой и помещали в чашки Петри. Контроль — сухие семена (без обработки).

Всхожесть семян определяли проращиванием на влажной фильтровальной бумаге (100 шт.×4 или 50 шт.×6). На седь-

Таблица 1

Влияние стерилизации на всхожесть и зараженность семян сосны (опыт на фильтровальной бумаге)

Вариант опыта	Концентрация, %	Экспозиция	Всхожесть, %	Зараженность, %
Контроль I (вода)	—	30 мин.	71,5 ± 2,06	$\frac{18,5^*}{14-22}$
Контроль II (вода)	—	24 час.	67,3 ± 0,73	$\frac{16,8}{2-26}$
Перекись водорода	33	30 мин.	70,8 ± 3,61	0
"	25	30 мин.	69,0 ± 5,44	$\frac{2,5}{0-6}$
"	8	30 мин.	65,3 ± 3,46	$\frac{3,5}{2-4}$
"	4	24 час.	54,0 ± 5,22	$\frac{0,5}{0-2}$
"	2	24 час.	62,0 ± 2,06	0
"	1	24 час.	61,3 ± 6,83	$\frac{10}{0-20}$
Сулема	0,1	1 мин.	71,0 ± 2,40	$\frac{1,5}{0-2}$
"	0,1	10 мин.	66,0 ± 3,15	$\frac{0,5}{0-2}$
"	0,1	20 мин.	75,5 ± 2,75	0
Этиловый спирт	96	2 мин.	1,5 ± 0,96	$\frac{21}{12-22}$

* Здесь и в табл. 3 и 5 в числителе — средние величины, в знаменателе — пределы колебаний.

мой день производили учет прорастания семян, предварительно анализировали зараженность их грибами. Сравнение эффективности дезинфицирующих средств проводили на седьмой день в чашках Петри на сусло-агаре (25 шт.×4). Температура в термостате во время опытов поддерживалась в пределах 23—25° С.

В первом опыте для стерилизации семян использовали 33, 25, 8, 4, 2, 1%-ные растворы H_2O_2 , 0,1%-ный раствор сулемы и этиловый спирт (табл. 1). После стерилизации семена сушили на стерильной фильтровальной бумаге. Наиболее эффективными стерилизаторами оказались 0,1%-ный раствор сулемы при экспозиции 20 мин. и 33%-ная перекись водорода — 30 мин. Хорошие результаты получены при выдерживании семян в 2%-ной H_2O_2 , но всхожесть семян заметно снизилась. Эффективность спирта оказалась исключительно низкой. Зараженность составляла 21%, всхожесть — 1,5.

Наиболее доступной, удобной и безопасной в работе, по сравнению с сулемой, является перекись водорода. Чтобы установить допустимое время обработки 33%-ной перекисью водорода, был поставлен следующий опыт. Семена стерилизовали 0,5; 1; 2 и 3 часа, промывали стерильной водой и сразу высевали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу (табл. 2).

Таблица 2

Всхожесть и зараженность микроорганизмами семян сосны в зависимости от продолжительности выдерживания в 33%-ной перекиси водорода

Показатели, %	Продолжительность обработки, час				
	0	0,5	1	2	3
Всхожесть	91,6 ± 1,30	59,0 ± 4,02	57,6 ± 3,66	34,6 ± 3,75	30,0 ± 2,77
Зараженность	$\frac{5,0}{2-10}$	$\frac{0,7}{0-4}$	$\frac{2,0}{0-4}$	$\frac{1,3}{0-4}$	$\frac{0,3}{0-2}$

Обработка 33%-ной H_2O_2 отрицательно сказалась на всхожести семян. При экспозиции от 0,5 до 1 часа всхожесть семян, по сравнению с контролем, снизилась на 32,6—34,0%, а при 3-часовом намачивании — на 61,6%. Следовательно, при стерилизации 33%-ной перекисью водорода продолжительность обработки семян не должна превышать 0,5 часа, так как это ведет к снижению жизнеспособности семян.

Таблица 3

Влияние стерилизаций на зараженность микроорганизмами семян сосны

Вариант опыта	Концентрация, %	Экспозиция, мин.	Зараженность, %			
			всего	в том числе		
				пенициллы	дрожже-подобные грибы	прочие
Контроль (без обработки)	—	—	100	57	72	4
			100	36—72	44—88	0—8
Стерильная вода	—	5	99	47	70	2
			96—100	40—60	64—76	0—4
Перекись водорода	33	5	86	44	51	2
			76—96	32—52	40—60	0—4
"	33	10	53	20	37	0
			40—60	12—28	28—44	0
"	33	20	60	23	38	2
			56—64	12—32	28—44	0—8
"	33	30	33	16	23	1
			24—44	8—24	16—28	0—4
Хлорная известь	5	90	2	2	0	0
			0—4	0—4	0	0
Хлорамин	5	90	0	0	0	0
			0	0	0	0

Посев обработанных семян на сусло-агар показал низкую эффективность перекиси водорода (табл. 3). При стерилизации семян в течение 30 мин. зараженность оставалась высокой и составляла 33%. На питательной среде обильно развивались дрожжеподобные грибы и пенициллы. Хорошие результаты дала стерилизация семян 5%-ным раствором хлорной извести в течение 1,5 часа. Зараженность в данном случае не превышала 4%. На семенах развивались лишь пенициллы, которые отличаются большой устойчивостью к фунгицидам (Журавлев, Соколов, 1947). Полностью стерильные семена получены при обработке 5%-ным раствором хлорамина в течение 1,5 часа. Однако всхожесть семян на сусло-агаре была несколько ниже, чем при обработке хлорной известью. При проращивании семян на влажной фильтровальной бумаге этого явления не отмечено. Всхожесть семян при стерилизации растворами хлорамина и хлорной извести в течение 1,5 часа практически не изменилась и составляла соответственно 83,5 и 80,2% (табл. 4).

Таблица 4

Влияние стерилизации семян сосны хлорной известью и хлорамином на их всхожесть

Стерилизатор	Концентрация, %	Экспозиция, мин.	Всхожесть, %
Контроль	—	—	82,2
Хлорная известь	5	30	77,0
"	5	90	80,2
Хлорамин	5	30	77,5
"	5	90	83,5

Таким образом, стерилизация семян в 5%-ных растворах хлорамина и хлорной извести по своей эффективности не уступала обработке сулемой.

Таблица 5

Влияние стерилизации на зараженность семян сосны (опыт на сусло-агаре)

Вариант опыта	Концентрация, %	Экспозиция, мин.	Зараженность, %			
			всего	в том числе		
				пенициллы	дрожже-подобные грибы	прочие
Контроль (без обработки)	—	—	100	52	86	3
			100	64—36	52—100	0—4
Хлорамин	5	30	18	11	6	2
			16—20	4—16	0—8	0—4
Хлорамин	5	60	13	7	5	1
			4—24	0—12	0—8	0—4
Сулема	0,1	20	1	1	0	0
			0—4	0—4	0	0

Сокращение времени обработки при наличии внутренней инфекции недопустимо, так как ведет к опасности загрязнения стерильных субстратов плесневыми грибами (табл. 5).

Выводы

1. Из испытанных стерилизаторов наиболее эффективными оказались водные растворы сулемы, хлорамина и хлорной

известии. Спирт обладал низким дезинфицирующим действием и резко снизил всхожесть семян.

2. Рекомендуются следующие режимы обработки: 0,1%-ный раствор сулемы в течение 20 мин.; 5%-ный раствор хлорамина или хлорной извести — 1,5 часа.

После стерилизации и промывки семена желательно подсушить в течение суток на стерильной фильтрованной бумаге.

Л. В. Еремеева

ВЛИЯНИЕ pH СРЕДЫ НА РОСТ МИКОРИЗНЫХ И САПРОТРОФНЫХ ГРИБОВ*

У растений с эктотрофной микоризой контакт сосущих окончаний корней с почвой осуществляется через мелиальный чехол и коммуникационные гифы. Поэтому кислотность почвы имеет большее значение для микоризного гриба, чем для высшего растения (Келли, 1952).

Первые исследования по этому вопросу проведены Мелиным (Melin, 1925), установившим, что для микоризных грибов у сосны и пихты оптимальное значение pH находится в пределах от 4 до 5. Позднее, в работе Модесса (Modess, 1941) показано, что отношение разных грибов к pH неодинаково и граница их оптимального роста лежит в пределах от 3,5 до 6,0. В опытах Н. М. Шемахановой (1962) синтез микориз у сосны масленком поздним интенсивнее протекал при pH 5,4, чем при 4,1 и 4,8. В ряде работ отмечено угнетение микоризообразования при pH почвы выше 6,0 (Melin, 1925; Валикова, 1955; Бараней, 1939). Однако, согласно другим наблюдениям, встречаемость их в естественных условиях значительно шире и образование микориз происходит при слабощелочной реакции почвы (Cromer, 1935; Штеренберг, 1949; Лобанов, 1953). Н. В. Лобанов указывает на наличие микориз дуба в почве с pH 8,0.

Следует учитывать, что микоризные, как и многие почвенные грибы, способны подкислять среду, приспособляясь к росту на почвах с высоким pH. Согласно исследованиям Рихарда (Richards, 1961) микоризообразование у сосны определяется не значением pH, а наличием в почве нитратов, ионы последнего задерживали образование микориз, тогда как ионы Na не оказывали на микоризообразование влияния при всех значениях pH. Г. И. Церлинг (1958) отмечает, что изменение

кислотности почвы с pH 7,4 до 7,1 резко улучшает интенсивность микоризообразования у сеянцев лиственницы.

В природных условиях образование микориз определяется рядом факторов (влажность, температура, содержание элементов питания и т. п.), в сочетании с которыми проявляется pH почвы (Шемаханова, 1962). Еще Хеч (Hatch, 1937) высказал мнение, что оптимальные границы pH для образования микориз зависят от типа почвы.

Таким образом, значение pH, как и любого другого фактора, для микоризообразования необходимо изучать в определенных почвенно-географических условиях, а при искусственном лесовосстановлении на фоне применяемой агротехники.

Интерес к изучению кислотности для микоризных грибов и микоризообразования значительно возрос, что связано с расширением исследований по искусственной микоризации, поставившей на очередь разработку способов подготовки микоризного материала и создания оптимальных условий для приживаемости микоризных грибов в почве. Многие микоризные грибы являются объектами выращивания как источника белка, что также заставляет изучать их отношение к pH среды. Выявление способности эктотрофных микориз защищать корни древесных пород от патогенных грибов также стимулировало изучение значения кислотности среды для микоризных грибов. Поскольку вредоносность поражающих корни грибов, например *Fomitopsis annosa* возрастает на почвах нейтральных и щелочных.

По данным Мавера и Улриха (Maver, Ulrich, 1977) в промышленных районах Центральной Европы выпадение с осадками соединений серы и азота повышает кислотность почв, что может нарушить питание сеянцев в питомниках на легких и среднетяжелых кислых почвах. Очевидно, ослабить неблагоприятные последствия этого явления можно за счет подбора грибов-симбионтов, сохраняющих активность при высокой кислотности почв. Такая возможность вытекает из установленной исследованиями Маркса и Зака (Marx, Zak, 1965) различной активности микоризных грибов при разных pH среды. В то же время Клемент и др. (Clement a. et., 1977) изучая нарушение питания сосны черной австрийской на почвах с высоким содержанием CaCO_3 , пришли к выводу, что кальцестойкость сосны обусловлена симбиозом с некоторыми видами микоризных грибов.

Главная задача наших опытов — выявление влияния различной кислотности питательной среды на рост микоризных и некоторых сапротрофных грибов.

* Работа выполнена под руководством В. И. Шубина.

Для работы использовалась среда Мозера (1963) с агаром и без агара.

Состав среды: мальтоза — 20 г, глюкоза — 10 г, пептон — 2 г, KH_2PO_4 — 0,5 г, MgO_4 — 0,5 г, ZnSO_4 — 0,5 мл (раствор 1:500), FeCl_3 — 1,0 мл (1%-ный раствор), CaCl_2 — 5,0 мл (1%-ный раствор), MnSO_4 — 0,5 мл (1%-ный раствор), дрожжевой экстракт — 0,2 г, аневрин — 50γ, биотин — 1γ, инозит — 50 мг, агар — 20 г, дистиллированная вода — 1000 мл.

В первом опыте испытывались культуры следующих грибов: лаковица розовая, волоконница гребенчатая, моховик зеленый, строчок обыкновенный, опенок летний и *Collybia dryophila*.

Посев производили в химические пробирки на скошенную среду в 5-кратной повторности на каждую градацию pH. Принимались следующие pH: 3,5; 4,0; 4,5; 5,0; 5,5; 6,0; 6,5; 7,0. Для посева использовали хорошо развитые культуры 15–20-дневной давности. Инокулом брали пробочником с диаметром 7 мм из растущей части колонии. Рост мицелия гриба определяли измерением диаметра колонии через 5 дней до полного зарастания среды грибным мицелием. При этом отмечалось влияние кислотности на окраску среды, цвет и другие особенности мицелия (рис. 1).

Лаковица розовая — лучший рост при pH 6,5, заметное ослабление роста мицелия при pH 3,5 и 7,0. Мицелий белый хорошо развит, ватообразный. Цвет среды не изменяется.

Волоконница гребенчатая — лучший рост мицелия отмечен при pH 6,5. Заметно слабее мицелий рос при pH 3,5 и 4,0. Цвет изменялся от желтого к розовому при увеличении pH от 3,5 до 7,0. Мицелий ватообразный, причем при низких значениях pH преобладает воздушный (подушкой) и с увеличением pH становится более распростертым. При pH 6,5 и 7,0 среда местами окрашена в вишневый цвет, при остальных pH цвет не изменялся.

Моховик зеленый — имеет слабый рост при любой кислотности. Минимальный рост наблюдался при pH 3,5, затем происходит постепенное увеличение скорости роста мицелия до pH 5,5. В интервале pH от 5,5 до 7,0 скорость роста мицелия оставалась постоянной. При pH 4,0 и 4,5 мицелий слабо развитый темно-бурого цвета, при остальных значениях кислотности мицелий бархатистый темно-зеленый, колонии выпуклые с выделением на поверхности в виде прозрачных капелек. Цвет среды не изменился.

Строчок обыкновенный — лучший рост мицелия отмечен при pH 6,5, но можно сказать, что для роста мицелия величин

на pH в интервале от 3,5 до 7,0 не имеет существенного значения. Мицелий хорошо развит, ватообразный, белый с желтоватым оттенком. Цвет среды не изменяется, но нижняя сторона колонии имеет оранжево-розовую окраску.

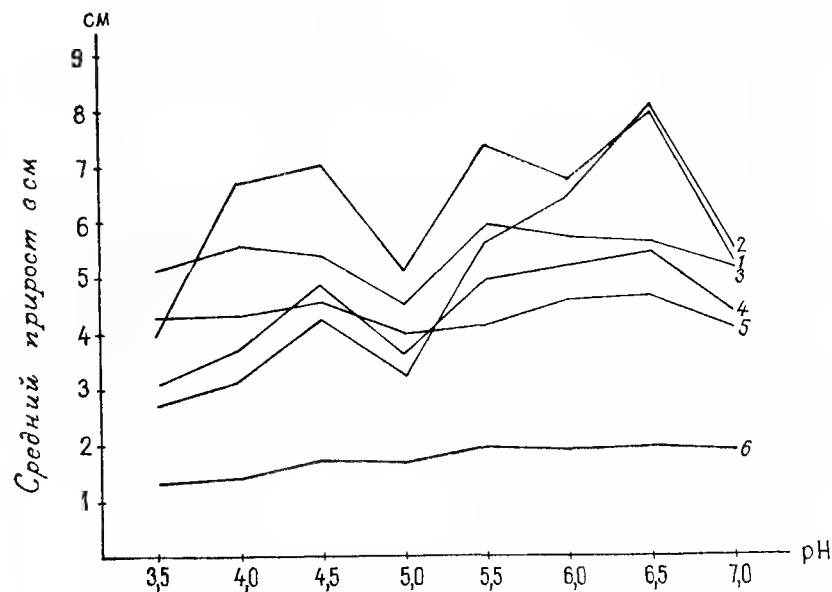


Рис. 1. Влияние pH агаровой среды на средний прирост мицелия грибов за 20 дней.

1 — лаковица розовая; 2 — волоконница гребенчатая; 3 — *Collybia dryophila*; 4 — опенок летний; 5 — строчок обыкновенный; 6 — моховик зеленый.

Опенок летний — минимальный рост при pH среды 3,5, максимальный при 6,5, а при 7,0 происходит ослабление роста. Мицелий белый, шелковистый, местами с золотистым отливом, при pH 3,5 ватообразный, а при нейтральной реакции среды — паутинистый. При всех pH, кроме 7,0, отмечено окрашивание мицелия около инокулюма в коричневатый цвет. Среда не окрашивается.

Collybia dryophila — лучший рост мицелия при pH 5,5 и некоторое ухудшение роста происходит при крайних значениях pH. Мицелий белый, цвет среды не меняется.

У всех видов, и особенно значительно у лаковицы розовой, волоконницы гребенчатой, *Collybia dryophila* и опенка летнего,

резко замедлился рост мицелия при pH 5,0. Видимо, это связано с какой-то случайной особенностью среды.

Таким образом, испытанные грибы по-разному реагировали на изменение кислотности среды. Лаковица розовая, волоконница гребенчатая и опенок летний заметно увеличивали рост с изменением кислотности среды, имея максимум при pH 6,5 и затем резко замедляли рост при pH 7,0. Моховик зеленый, строчок обыкновенный и *Collybia dryophila* слабо изменяли рост с повышением pH и имели максимум роста при разных pH (5,5—6,5).

Поскольку при выращивании культур на твердых средах линейная скорость роста края колонии гриба не всегда совпадает с накоплением массы мицелия, во втором опыте мы использовали для выращивания культур жидкую среду, а скорость роста гриба оценивали по сухому весу мицелия в конце опыта.

Использовали среду Мозера без агара. В биологические пробирки заливали по 20 мл среды. Повторность вариантов опыта 5-кратная. Были приняты следующие градации pH: 3,0; 3,5; 4,0; 4,5; 5,0; 5,5; 6,0; 6,5; 7,0; 7,5. Посев произведен 20-дневной культурой мицелия, выращенного на СА. Испытывали следующие грибы: лаковица розовая, моховик желто-бурый, лисичка настоящая и чесночник.

Пробирки с культурами выдерживали в термостате при $t\ 27^{\circ}\text{C}$. На 25 день определяли абсолютно сухой вес мицелия каждого вида гриба и замеряли конечную pH (рис. 2).

Следует отметить значительное подкисление среды, особенно моховиком желто-бурым. У лисички настоящей и чесночника произошло подщелачивание кислой среды. Следовательно, накопление массы мицелия будет определяться не только исходной величиной pH, но и ее изменением. При этом различия между исходной и конечной величиной pH значительны. Так, максимальное накопление биомассы у моховика желто-бурого отмечено при pH исходном 7,0 и конечном 3,1, у лаковицы розовой соответственно 6,5 и 4,8. Максимум накопления биомассы у всех испытанных грибов находился при исходной pH 6,5—7,5 и конечной 3,1—5,7. На жидкой среде колебания в накоплении биомассы (pH 3,0—7,5) незначительны. Видимо, это связано с выравнивающим действием на среду подкисляющего влияния грибов.

Поскольку во втором опыте наблюдалось существенное изменение pH среды, было интересно установить, насколько быстро оно происходит, и при каких значениях pH фактически накапливается масса мицелия. В третьем опыте периодически

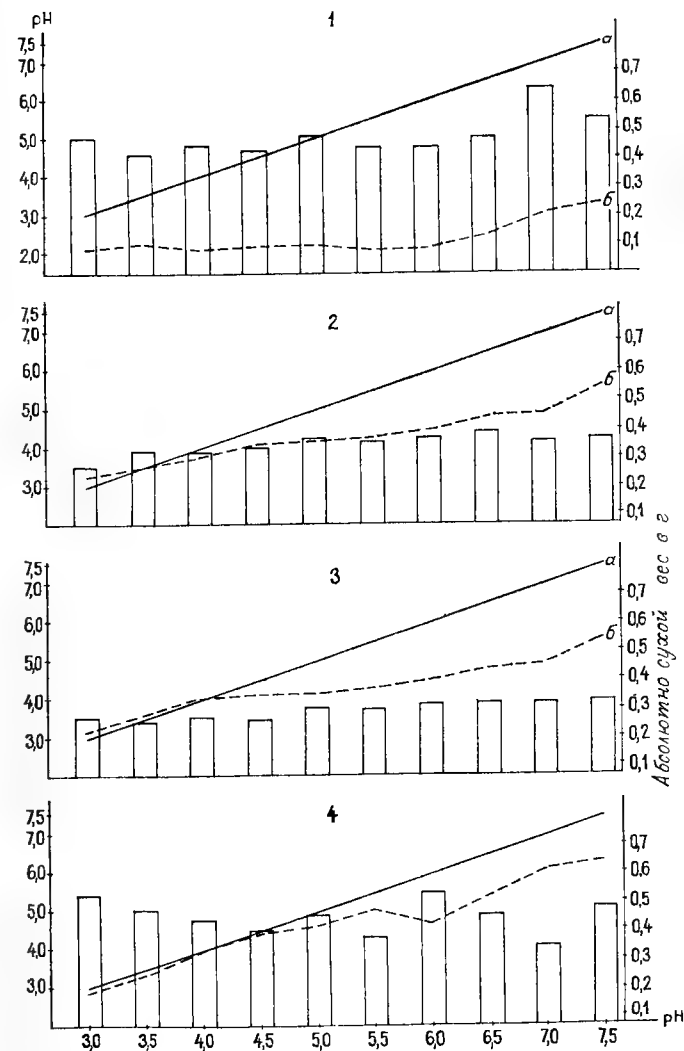


Рис. 2. Накопление биомассы грибов на жидкой среде за 24 дня при исходном (а) и конечном (б) значениях pH. 1 — моховик желто-бурый; 2 — лаковица розовая; 3 — лисичка настоящая; 4 — чесночник.

определялось изменение pH среды во время роста гриба. Использовалась также жидкая среда Мозера, разлитая в биологические пробирки. Испытывался рост лаковицы розовой. Повторность опыта 10-кратная при следующих значениях pH: 3,0; 3,5; 4,0; 4,5; 5,0; 5,5; 6,0; 6,5; 7,0; 7,5. Величину pH среды определяли на 10 и 20 день после начала опыта.

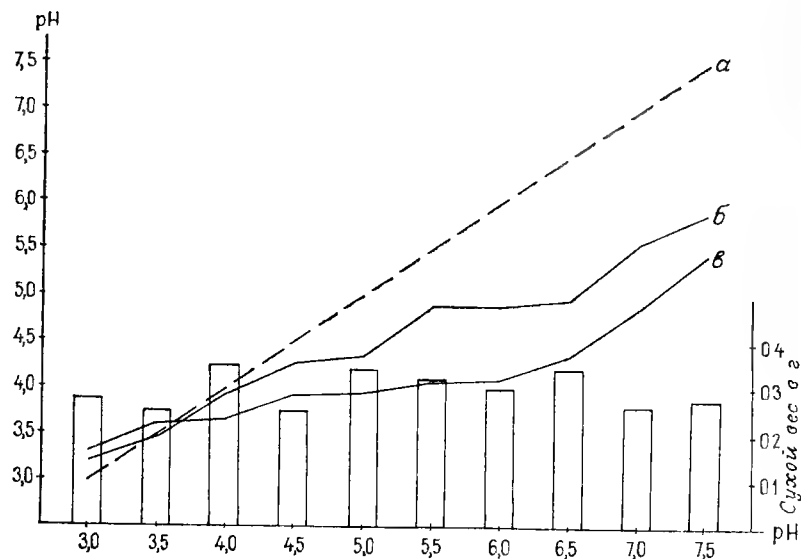


Рис. 3. Накопление биомассы лаковицы розовой на жидкой среде. Величина pH: а — исходное; б — через 10 дней; в — через 20 дней после посева.

Существенное подкисление среды отмечено в течение 10 дней после начала опыта, в следующие 10 дней наблюдалось дальнейшее подкисление (рис. 3). Исключения составляют среды с pH 3,0 и 3,5, у которых, как и в предыдущем опыте, гриб вызвал подщелачивание среды.

Наибольшее накопление биомассы произошло при заданной pH 4,0, и конечной 3,7 и затем соответственно 5,0 и 3,9; 6,5 и 4,4, т. е. согласно результатам этого опыта, граница оптимального роста у лаковицы розовой на жидкой среде лежит в пределах заданной pH 4,0—6,5 и конечной 3,7—4,4. Однако как на более кислой, так и более щелочной средах лаковица розовая сохранила интенсивный рост, что согласуется с результатами предыдущего опыта с данным видом.

В четвертом опыте определялась скорость изменения pH агаровой среды Мозера. Опыт поставлен в биологических пробирках с лаковицей розовой и масленком лиственничным. Посев произведен на скошенную среду в 20-кратной повторности при pH: 3,0; 5,7 и 7,5. Колонии измеряли по диаметру на 10 день опыта. Лаковица розовая лучше росла при заданной pH 5,7 (конечная 3,9). Мицелий белый ватообразный, среда не окрашивается. Масленок лиственничный лучше рос при заданной pH 7,5 (конечная 5,45). Цвет среды изменялся от ярко-желтого (при 3,0) до светло-коричневого (при 5,7) и затем темно-коричневого (при 7,5). Мицелий бархатистый, зеленоватый, с темно-коричневыми каплями экссудатов. Оба вида подкисляли среду с исходной pH 5,7 и 7,5 и подщелачивали к концу опыта среду с pH 3,0 (рис. 4). Таким образом, изменения кислотности агаровой среды были аналогичны тому, что наблюдалось с pH жидкой среды Мозера в предыдущем опыте.

Оптимальная величина pH для роста масленка лиственничного была выше, чем у лаковицы розовой. Это согласуется с экологией гриба и высшего симбионта. Лиственница предпочитает карбоновые почвы и масленок лиственничный приурочен к слабокислым и нейтральным почвам. Экологическая амплитуда лаковицы розовой значительно шире: она встречается как на кислых торфяных почвах, так и на нейтральных, где также может вступать в симбиоз с лиственницей.

В последнем опыте изучался рост грибов в песчаной почве, в которой величина pH была изменена внесением извести. Известь вносили в почву лесного питомника в конце июля 1977 г. Предварительно вносился торф из расчета 80 т/га.

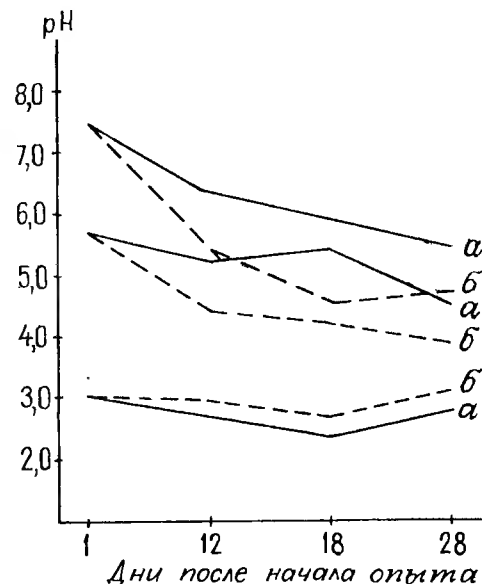


Рис. 4. Изменение pH агаровой среды при выращивании масленка лиственничного (а) и лаковицы розовой (б).

В конце мая 1978 г. из слоя 0—5 см брались образцы почвы для опыта. Ею заполняли на 1/3 биологические пробирки и стерилизовали при 2 атмосферах в течение 1 часа. Затем в каждую пробирку добавляли по 7 мл стерильной жидкой среды Чапека. Мицелии высевали на блоках диаметром 7 мм. Повторность опыта двукратная. Находили исходную и конечную рН. Отдельные трудности представляла оценка развития мицелия, так как замерить рост мицелия или же полностью отделить его от почвы для определения веса невозможно. Поэтому рост грибов оценивался по занятому им объему почвы, выраженному в % от общего объема почвы в пробирке. Одновременно указывалась густота мицелия, для оценки которой применялась пятибалльная система: 1 — очень редкий, 2 — редкий, 3 — средний, 4 — частый и 5 — очень частый.

Установлено, что развитие мицелия в почве, так же как и на питательных средах, определяется величиной рН, в то же время проявляются индивидуальные особенности (рис. 5). Большинство грибов слабо росло в песке без торфа, имеющем кислую реакцию. Внесение торфа резко улучшило развитие мицелия всех грибов. Известкование положительно повлияло на рост волокницы гребенчатой, лаковицы розовой и строчка обыкновенного. Рост чеснока после известкования даже несколько ухудшился, особенно при максимальной дозе. Масленок лиственничный во всех вариантах опыта рос плохо и поэтому трудно было выделить влияние доз извести. Высокие (16 и 25 т/га) дозы извести отрицательно повлияли на рост волокницы гребенчатой, тогда как для роста строчка обыкновенного они были оптимальными. Строчок обыкновенный является объектом для искусственного выращивания и полученные материалы о его кальцефилии представляют определенный интерес.

Густота мицелия обычно коррелирована с интенсивностью разрастания мицелия в почве. Так, у волокницы гребенчатой наибольшая плотность (4 балла) отмечена при внесении 5 т/га извести, у лаковицы (3 балла) — 2,5 и 5 т/га, у строчка обыкновенного (3,5—4 балла) — при 16 и 25 т/га.

Наиболее низкое рН отмечено в песке (3,7) и песке с торфом (4,1). Внесение 2,5—5 т/га извести увеличило рН почвы до 6,0. Дальнейшее повышение рН до 7,3 обеспечило внесение 10 т/га извести, тогда как дозы 16 и 25 т/га изменили величину рН незначительно. Тем не менее, как было указано раньше, максимальные дозы извести ослабили рост многих грибов. В отличие от результатов, полученных на питательных средах, волокница гребенчатая к концу опыта везде повысила вели-

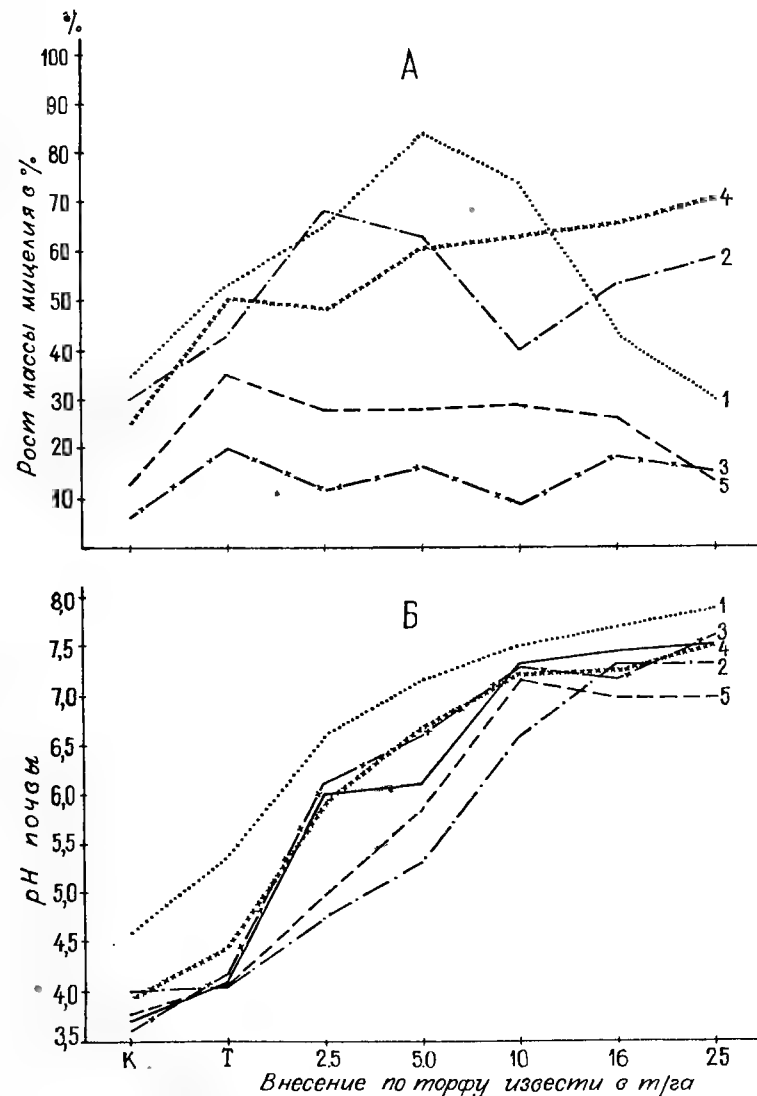


Рис. 5. Развитие мицелия грибов (А) при различных рН (Б) песчаной почвы лесного питомника после внесения извести.

К — контроль, Т — внесение торфа, 2,5 и т. д. норма внесения по торфу извести в т/га.
1 — волокница гребенчатая; 2 — лаковица розовая; 3 — масленок лиственничный; 4 — строчок обыкновенный; 5 — чеснок. А — обилие мицелия, Б — рН почвы, сплошная линия — начальная рН, остальные линии рН в конце опыта по видам грибов.

чину рН почвы по сравнению с исходной. Причина этого явления непонятна. Лаковица розовая и чеснокник снизили рН почвы, тогда как строчок обыкновенный и масленок лиственничный не оказали заметного влияния на рН.

Таким образом, внесением извести в дозе 2,5—5 т/га в удобренную торфом песчаную почву можно улучшить условия для развития микоризных грибов в лесных питомниках. Эти дозы обеспечили увеличение рН почвы с 4,1 до 6,0.

По результатам всех опытов видно, что рН питательной среды и почвы в процессе роста грибов существенно изменяется. Это связано с метаболизмом источников азота и углерода, выделением кислот (Беккер, 1963). Так, подщелачивание среды может происходить за счет выделений аммиака, использование грибом легкодоступных углеводов вызывает быстрое снижение рН среды. Особенно широко подкисляющее влияние грибов на субстрат проявляется через выделение ими органических кислот. Следовательно, механизм отмеченного явления сложен и в каждом случае может проявляться по-разному.

Выводы

1. Изучение влияния рН среды на рост грибов представляет большой интерес вследствие расширения работ по микоризации и искусственному выращиванию грибов, а также в связи с установленной в последние годы положительной ролью микориз в защите корней древесных растений от патогенов и в выращивании микотрофных растений на кислых и щелочных почвах.

2. Выявлены различия в росте грибов при разных значениях рН среды. Одни виды (лаковица розовая, волоконница гребенчатая, опенок летний) хуже росли на средах с крайними (3,5 и 7,5) значениями рН, тогда как другие (моховик зеленый, строчок обыкновенный) слабо отзывались на изменения рН среды от 3,5 до 7,5.

3. В процессе роста грибы воздействуют на рН среды (агаровых и жидких), которая существенно отличается от исходной. Среда с рН до 4,0 некоторые грибы подщелачивают, а среда с более высоким значением рН, как правило, грибами подкисляется. Особенно сильно подкисляет среду моховик желто-бурый, слабее — чеснокник и масленок лиственничный.

4. Наиболее высокое (исходное 7,5) оптимальное значение рН агаровой среды для роста отмечено у масленка лиственничного, что согласуется с его экологией.

5. Внесение торфа в песчаные почвы лесных питомников следует рассматривать так же, как мероприятие по улучшению развития мицелия микоризных грибов. Известкование песчаных почв (2,5—5 т/га) усиливает рост таких характерных для сеянцев сосны микоризных грибов, как лаковица розовая и волоконница гребенчатая.

А. Ф. Тимофеев

ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ

Изучение дереворазрушающей способности базидиальных грибов важно с точки зрения их участия в процессах минерализации сложного органического вещества, его круговорота в природе. Выделяется два типа распада органического вещества — фитогенный (бактерии, актиномицеты, грибы) и зоогенный (простейшие, беспозвоночные, насекомые, позвоночные) (Частухин, Николаевская, 1969). Существенную роль в первом играют грибы, причем древесные комплексы разлагаются в основном сумчатыми и базидиальными грибами, при активном участии бактерий. В процессе деструкции древесного субстрата изменяются взаимоотношения грибов между собой и с другими организмами, происходит постепенная смена их видового состава. Следует принять во внимание и то, что многие базидиальные грибы являются опасными паразитами ценных древесных пород, активными разрушителями заготовленной древесины, пиломатериалов и различных деревянных строений. Работы отечественных и зарубежных исследователей, посвященные вопросам деструкции древесины грибами, известны с начала нынешнего столетия, но особую актуальность они получили с интенсивным развитием лесного хозяйства, лесозаготовительной и лесоперерабатывающей промышленности и ряда других отраслей народного хозяйства (Ванин, 1955; Рипачек, 1967; Суворов, 1967; Казанцева, 1972; Степанова, Сирко, 1974; Сирко, Степанова, 1977; Трембач, 1973, 1974).

В данной работе предпринята попытка выяснить в лабораторных условиях дереворазрушающую активность некоторых базидиальных грибов (опыт 1), а также проверить их избирательную способность на разложение различной, порой не свойственной им в природе древесины (опыт 2).

Для исследования брали пять видов дереворазрушающих грибов и один микоризообразующий (лаковица розовая). Чистые культуры еловой и корневой губок получены из Бота-

нического института (Ленинград), остальные выделены из плодовых тел, собранных в окрестностях Петрозаводска (табл. 1).

Изучение дереворазрушающей способности грибов проводилось на здоровой древесине сосны, ели, березы, осины и ольхи, заготовленной зимой. Для этого изготавливались кубики размером 5×5×10 мм, которые высушивались при 105°C до абсолютно сухого состояния и взвешивались с точностью до 0,0005 г. Приготовленный субстрат стерилизовался текущим паром 3 раза по 30 мин. в течение 3 суток и в асептических условиях помещался в широкие пробирки на косячки сусло-агара с недельной культурой гриба.

В опыте на избирательную разрушающую способность грибов к определенным древесным породам кубики всех вышеуказанных пород раскладывались в чашки Петри с предварительно подросшим газоном гриба. Для поддержания нужной влажности пробирки и чашки помещались в эксикаторы с водой. Опыт проводился в течение 60 суток. Грибы выращивали при 20—22°C на рассеянном свете. Повторность опытов двукратная. После окончания кубики очищали от мицелия, высушивали и взвешивали в абсолютно сухом состоянии. Количество разложившейся древесины (с) определялось по формуле

$$c = \frac{P - P_1}{P} \times 100,$$

где P и P_1 — вес образцов в абсолютно сухом состоянии до и после опытов.

Параллельно изучалась линейная скорость роста грибов, которые выращивали на сусло-агаре в чашках Петри. Измерение колоний велось через

два суток до полного зарастания чашек, в трехкратной повторности.

По скорости роста грибов на сусло-агаре можно выделить две группы: быстрорастущие виды со средним приростом от 5,0 до 7,0 мм и медленно-растущие, дающие прирост от 2,0 до 4,0 мм в сутки. К первой относятся лаковица розовая, окаймленный и настоящий трутовики (рис. 1). Для них

Таблица 1

Виды грибов, включенные в опыт

Вид	Субстрат, на котором развивался гриб
Настоящий трутовик	Усохшая береза
Окаймленный трутовик	сосна
Еловая разновидность сосновой губки	ель
Корневая губка	сосна
Опенок осенний	береза
Лаковица розовая	Лесная подстилка

характерен довольно быстрый рост, особенно у лаковицы. По культуральным признакам данные виды довольно резко отличаются друг от друга. Лаковица в молодом возрасте образует белые колонии с пышным, ватообразным мицелием. Краевой мицелий стелющийся, белый. Со временем мицелий опадает, уплотняется. Грибница приобретает желтовато-белую окраску. Поверхность колонии ровная, нижняя часть желтоватого цвета. Среду гриб не окрашивает. Среднесуточная скорость 6,0—7,0 мм. Окаймленный трутовик образует вначале пушистые, молочно-белые колонии, затем мицелий уплотняется, образуя довольно толстые, плотные пленки белого цвета. Поверхность колонии слегка бугристая, краевой мицелий образован белыми, стелющимися разветвленными гифами. Низ колонии желтоватый. Среда окраски не меняет. Средняя скорость роста 5,0—6,0 мм в сутки. Молодые колонии настоящего трутовика белого цвета, из пушистых переплетающихся гиф. Край колонии ровный, образован из слабоветвящихся гиф, поверхность неровная, бугристая. Окраска культуры зональная, различных оттенков коричневого цвета. Нижняя часть колонии тех же оттенков коричневого цвета. Среда грибом не окрашивается. Среднесуточный прирост — 5,0—6,0 мм.

Вторая группа характеризуется более медленным ростом в культуре (рис. 1). Она включает три вида (корневая и еловая

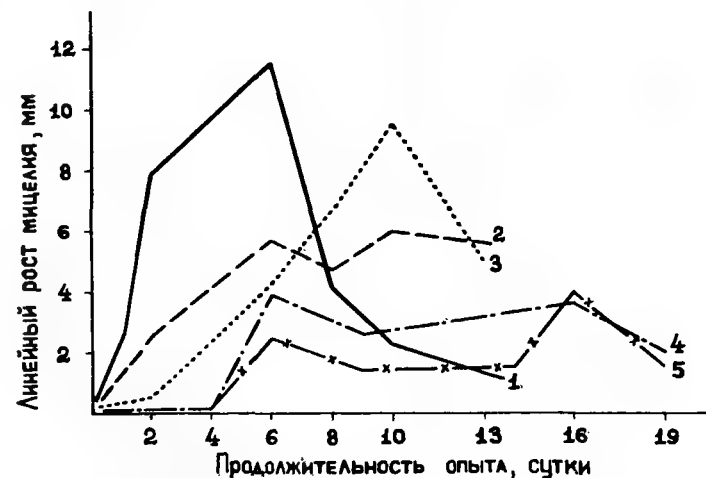


Рис. 1. Ход роста грибов на сусло-агаре в чашках Петри
1 — лаковица розовая; 2 — окаймленный трутовик; 3 — настоящий трутовик; 4 — корневая губка; 5 — еловая губка.

губки, опенок осенний). У корневой губки серовато-белый мицелий. Воздушные гифы ветвящиеся, спутанные. Поверхность колонии неровная, наблюдаются концентрические повышения мицелия, край неровный, часть гиф образует тяж. Низ колонии от желтоватых до бурых оттенков. Среднесуточная скорость роста 3,0—4,0 мм. Пигментации среды не наблюдается. В одной из чашек Петри корневая губка образовала зачаточное плодовое тело с диаметром шляпки примерно 9 мм, сидящей на ножке высотой около 3,0—4,0 мм. Поверхность колонии еловой губки ровная, белого цвета. Краевой мицелий из белых, редких, стелющихся гиф. Гриб сильно окрашивает среду в различные тона вишневого цвета. Скорость роста 2,0—3,0 мм в сутки. Мицелий опенка желтовато-белый, пушистый, со временем сероватый, стелющийся. Краевые гифы образуют тяж. Часто данный вид развивается в культуре ризоморфам. На поверхности культуры наблюдается образование светло-оранжевых бугорков. Пигментирует среду в светло-бурый тон. В связи с тем, что в опытах на скорость роста гриб начал расти ризоморфами, проследить за его ростом оказалось невозможным, но, по литературным данным, его можно отнести к медленно растущим (60 мм за 30 суток, Рипачек, 1967).

По дереворазрушающей способности грибы также различаются между собой (табл. 2). При сравнении скорости роста грибов и их разлагающей активности наблюдается прямая зависимость. Быстрорастущие виды, как правило, являются и более активными деструкторами. Подобное явление отмечают в своих работах и П. А. Суворов (1967), А. В. Сирко, Н. Т. Степанова (1977). Исключением в данных опытах является лаковица. Обладая высокой скоростью роста, она, однако, не проявила сильной дереворазрушающей активности.

Исходя из полученных данных в наших опытах, грибы можно разделить на две группы: активные деструкторы и слаборазлагающие древесину виды. К активным относятся настоящий и окаймленный трутовики. Окаймленный трутовик довольно энергично разрушал древесину всех пород, что связано с рядом его биологических особенностей. В первую очередь это обусловлено его сапротрофным типом питания, а также широкой специализацией. Обладая большим набором физиологически активных веществ (Трембач, 1973, 1974), он разлагает мертвую древесину многих хвойных и лиственных пород. То, что количество разложившейся древесины этим видом в опытах ниже, по сравнению с настоящим трутовиком, объясняется еще одной его особенностью. На ранних этапах деструкции субстрата он проявляет довольно низкую активность. Например, древесину бе-

Таблица 2

Разрушение древесины базидиальными грибами (%)

Вид гриба	№ опытов	Порода				
		сосна	ель	береза	осина	ольха
Настоящий трутовик	1	9,4—13,1*	7,3—16,4	62,5—88,3	86,6—87,0	58,3—76,7
	2	1,8—2,8**	3,1—6,1	34,5—41,8	56,6—75,6	46,4—48,2
Окаймленный	1	8,0—13,5	4,2—18,0	13,2—13,4	29,4—53,8	45,8—46,8
	2	8,3—14,9	12,3—12,7	13,1—18,1	29,0—29,1	13,0—13,4
Еловая губка	1	1,0—1,2	0,5—0,5	1,5—1,7	1,7—2,0	1,7—2,4
	2	2,3—2,9	0,5—1,0	1,4—1,7	1,2—4,0	1,9—4,0
Корневая	1	0,9—1,3	3,1—4,4	1,1—1,4	2,8—3,9	1,7—2,6
	2	0,9—2,1	1,2—1,3	1,2—1,3	1,2—3,2	1,5—1,8
Опенок осенний	1	1,0—1,3	0,8—1,1	1,1—1,8	2,4—5,5	1,1—1,6
	2	—	—	—	—	—
Лаковица розовая	1	5,0—5,0	1,5—3,2	14,1—14,9	8,6—11,2	3,7—4,9
	2	7,9—9,0	7,7—9,1	16,7—20,8	28,2—37,8	9,8—13,3

* Опыт на дереворазрушающую активность грибов.

** Опыт на избирательную разлагающую способность грибов.

резы разрушает равномерно, примерно по 5% в месяц (Сирко, Степанова, 1977), а древесину сосны начинает активно разлагать со 120 дня (Степанова, Сирко, 1974). В наших опытах мицелий окаймленного трутовика обрастал кусочки древесины к концу первой недели. Через два месяца все образцы были покрыты мощной, пленковидной грибницей этого гриба. Из хвойных он более активно разрушал древесину сосны (8,0—13,5%), из лиственных пород — древесину осины (29,4—53,8%) и ольхи (45,8—46,8%).

Настоящий трутовик зарос кубики лиственных пород на десятые сутки, спустя месяц уже нельзя было определить их контуры. Еловые кубики покрылись мицелием к концу пятой недели, а сосновые на 45 сутки, главным образом с торцов. Являясь типичным сапротрофом, в природе он разлагает в основном мертвую древесину лиственных пород. Известны лишь единичные случаи нахождения этого гриба на хвойных породах деревьев (Бондарцев, 1953; Суворов, 1967). Максимальная

потеря веса древесины по хвойным 16,4%, а по лиственным 87,0, т. е. почти в 5 раз больше.

К малоактивным видам можно отнести словую и корневую губки, а также опенок осенний. Эта группа грибов характеризуется слабым ростом на сусло-агаре и довольно низкой деструктивной способностью. Еловая губка не обросла ни одного из взятых в опытах кубиков. Наблюдалось лишь частичное вращение гиф гриба с торцевых частей. К двухмесячному периоду сквозь слабый мицелий гриба легко различалась текстура древесины. В течение всего опыта губка сильно пигментировала среду в бурые тона. Этот вид слабо разрушает древесину всех пород (табл. 2). По своей биологии словая губка относится к паразитным грибам. Опасна для ряда хвойных пород. У ели, например, она разрушает среднюю часть ствола, чем резко снижает выход деловой древесины (Бондарцев, 1953). Корневая губка, как и еловая, за время опыта не обросла кубики. Сквозь легкий, паутинообразный мицелий легко просматривалась древесина. Является факультативным паразитом, но может длительное время развиваться как сапротроф (Негруцкий, 1973). Опасная для многих хвойных пород самого различного возраста, корневая губка нередко поражает лиственные (березу, ольху и др.), а также кустарники и полукустарники (Бондарцев, 1953). В наших опытах наиболее активно разлагала древесину ели (до 4,4%) и осины (до 3,9%).

Опенок осенний является опасным паразитом ряда древесных и кустарниковых пород (более 200 видов), вызывая быструю гибель молодых растений. В старых древостоях болезнь носит хронический характер, вследствие чего снижается прирост, происходит постепенное ослабление деревьев, а затем их отмирание (Черемисинов и др., 1970). В то же время этот вид может длительное время развиваться как сапротроф, разлагая свежесрубленную древесину. Опенок играл решающую роль в выпадении лиственных пород, обработанных арборицидами (Крутов и др., 1976). Спустя три года после ухода он заселял 58% деревьев березы и 33 осины. В наших опытах проявил низкую разрушающую способность (1,0—2,0%), несколько выше процент разложившей древесины у осины (до 5,5%).

Лаковица розовая занимает в наших опытах особое положение, так как по ряду биологических признаков отличается от типичных деструктивных грибов. Л. К. Казанцева (1972) относит этот вид к подстилочным сапротрофам. В. И. Шубин (1973) включает лаковицу в экологическую группу микоризных грибов. Независимо от экологической принадлежности этот гриб с ярко выраженными сапротрофными свойствами.

Мицелий гриба начал обрастать кубики довольно рано (6—7 сутки), но к завершению опытов сквозь мицелий просматривалась древесина. Он более активно разрушал древесину лиственных пород (3,7—14,9%), медленнее — хвойных (1,5—5,0%). В природе для своего питания лаковица использует симбиоз с высшими древесными растениями, кроме того, она потребляет довольно сильно разложившиеся органические остатки подстилки. По-видимому, удлинив срок исследований, можно было получить для этого гриба более высокие показатели разложения, поскольку в опыте использовалась здоровая древесина, т. е. субстрат, мало подходящий для этого гриба.

В опыте на избирательную деструктивную способность сапротрофные грибы, по сравнению с паразитами, более активно разлагали субстрат. Окаймленный трутовик одинаково активно разрушал все древесные породы, покрыв кубики мощной пленкой грибницы (рис. 2). Количество разложившей им дре-



Рис. 2. Образцы древесины различных пород, заросшие мицелием окаймленного трутовика.

весины примерно то же, что и в опыте на деструктивную активность (табл. 2). Настоящий трутовик активно разрушал древесину лиственных пород, обрастая кубики толстой пленкой мицелия и очень слабо древесину сосны и ели (рис. 3). В данном опыте этот вид проявил свойства, характерные для него в природе. Паразитные грибы (корневая и словая губки) слабо разрушили древесину как хвойных, так и лиственных пород. По-видимому, это можно объяснить тем, что в природе они используют для своего питания живой органический материал, мы же применяли в своих опытах мертвую древесину. Из полученных данных (табл. 2) видно, что эти грибы не проявили избирательной деструктивной способности

к какой-то определенной породе. Лаковица розовая активно разрушала древесину лиственных пород, что, возможно, связано с содержанием в последних меньшего количества вредных для грибов веществ.

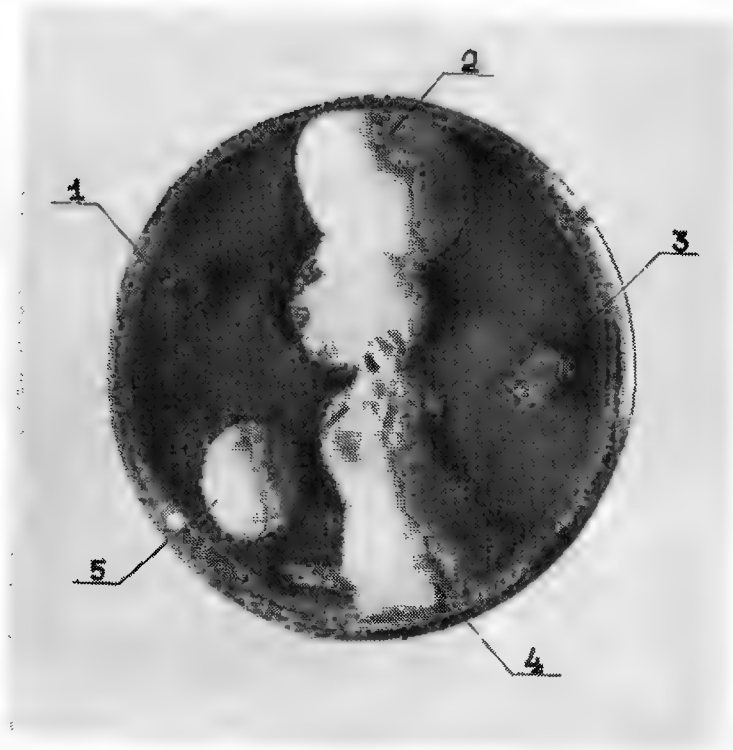


Рис. 3. Характер зарастания образцов древесины мицелием настоящего трутовика.

1 — ель; 2 — осина; 3 — сосна; 4 — береза; 5 — ольха.

Выводы

1. Дереворазрушающие грибы с сапротрофным типом питания (настоящий трутовик и окаймленный) отличаются сильной дереворазрушающей способностью.

2. Паразитные грибы (опенок осенний, корневая и слювая губки) проявили низкую разлагающую активность при выращивании на несвойственной для их развития древесине хвойных и лиственных пород.

3. Микоризный гриб — лаковица розовая, оказался довольно сильным разрушителем древесины лиственных пород и менее активным по отношению к хвойным.

4. Скорость роста и их дереворазрушающая активность не всегда находятся в прямой зависимости.

5. В опыте на избирательную дереворазрушающую способность еще раз подтвердилась специализация отдельных видов к определенным древесным породам.

В. И. Шубин

К ЭКОЛОГИИ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ, РАСТУЩИХ НА ГНИЛОЙ ДРЕВЕСИНЕ

Большое значение для оценки роли гриба-симбионта в питании древесных растений имеет изучение сапротрофии микоризных грибов. В связи с этим определенный интерес представляют наблюдения за появлением карпофоров микоризных грибов на гнилой древесине и других органических материалах. Сведения по этому вопросу отрывочны и часто сообщаются в связи с изучением экологии дереворазрушающих грибов.

В литературе имеются сообщения о появлении *Boletinus asiaticus* на древесине лиственницы (Васильков, 1955), березовика обыкновенного на сосне и березе (Васильков, 1955; Шубин, 1973), горькуши на ели (Шубин, 1973), желчного гриба на ели и сосне (Васильков, 1955; Бурова, 1969; Частухин, Николаевская, 1969), лисички ложной на сосне (Васильков, 1955), моховика зеленого на дубе (Частухин, 1955), свинушки толстой на сосне (Частухин, Николаевская, 1969; Родионова, 1970), свинушки тонкой на ели и сосне (Частухин, Николаевская, 1969; Васильева, Назарова, 1967; Нездойминого, 1967; Родионова, 1970; Laiho, 1970; Шубин, 1973) и телефоры земляной на сосне (Алексеев, Хохленко, 1971).

Из приведенных данных видно, что микоризные грибы растут на древесине видов, с которыми симбиотрофны и не связаны. Например, березовик обыкновенный симбионт только березы, но часто растет на древесине сосны. Очевидно, определяющим является распространение растения — хозяина с другими древесными породами.

На таком своеобразном органическом субстрате, как муравейники, отмечен рост только сапротрофа шампиньона лесного (Гарибова и др., 1974).

Наши наблюдения за появлением микоризных грибов на древесине и муравейниках выполнялись на территории Карель-

ской АССР и Мурманской области в период с 1952 по 1977 гг. Во многих случаях они сопровождались раскопками для выявления особенностей развития мицелия, наличия корней древесных растений и т. п.

На пнях, валежной древесине или окученных порубочных остатках обнаружены *Corticium bicolor*, березовик обыкновенный, волнушка розовая, горькуша, желчный гриб, лисичка ложная, свинушка толстая, свинушка тонкая, строфария Горнемана и сыроежка болотная. На муравейниках — волнушка розовая, груздь черный, желчный гриб, лисичка ложная, масленок поздний, моховик желто-бурый, мухомор красный, свинушка тонкая. Муравейники по сравнению с древесиной более богаты элементами питания. Этим можно объяснить появление груздя черного, масленка позднего, моховика желто-бурого и мухомора красного. В то же время на муравейниках отсутствуют характерные для гнилой древесины березовик обыкновенный и горькуша. Возможно в этих условиях они являются не конкурентоспособными.

Рассмотрим особенности экологии перечисленных видов.

C. bicolor неспециализированный микоризообразователь с выраженными сапротрофными свойствами. Отмечена связь с березой, елью, сосной, кедром, лиственницей и пихтой. Синтез микориз осуществлен у ели и сосны.

Мицелий зеленовато-желтый образует обильные шнуры и пленки и хорошо заметен в субстрате. Легко распознаются по внешнему виду и образованные им микоризы. Обычен в пнях, корнях и валежной древесине, являясь активным разрушителем. Часто его мицелий преобладает среди других разрушающих древесину грибов, образуя микоризы на проникающих в древесину корнях. Около таких пней подстилка обычно сплошь пронизана мицелием, что указывает на заселение пней из подстилки. Обильное развитие *C. bicolor* отмечено только в лесах с грубым гумусом. После рубки древостоя исчезает из подстилки, но сохраняется (по нашим наблюдениям более 20 лет) в пнях, крупных корнях и валежной древесине хвойных и лиственных пород. На дренированных почвах приурочен к верхней слаборазложившейся части подстилки; на избыточно увлажненных почвах, например в ельниках долгомошно-сфагновых, образованные им микоризы встречены только в очесе. На лесных болотах не обнаружен.

Образует микоризу типа К, хорошо заметную благодаря зеленовато-желтому цвету и многочисленным коммуникационным гифам. Чехол псевдопаренхимного строения толщиной 20—60 м беловато-желтый. Диаметр отходящих гиф 2,2—2,8 м,

встречаются пряжки, обычные шнуры толщиной до 500 м. Сеть Гартига хорошо развита, захватывает 3—4 ряда клеток.

Березовик обыкновенный — микоризообразователь березы. Синтез микориз осуществлен у березы повислой (Melin, 1923; Лусникова, Селиванов, 1970) и у осины (Melin, 1923). Встречается с березой во всех типах леса с дренированными почвами. Не растет на избыточно увлажненных почвах и лесных болотах, но часто в больших количествах появляется у осушительных канав на отвалах торфа, заросших березой.

Отмечена частая встречаемость на старых пнях и валежной древесине сосны в березово-сосновых молодняках II—III классов возраста. В сосняках вересковых, образовавшихся на месте сосняков брусничных после сплошных палов, карпофоры чаще встречаются на основании пней, как бы вырастая из них. Нередко они появляются в рыхлом слое древесины между оставшейся корой и слаборазложившейся частью пня. Массовое появление березовика на древесине наблюдалось в 1963 г. Реже карпофоры образуются на пнях березы, имеющих поросль в этом же типе леса.

От ножки гриба в древесину отходят хорошо заметные белые шнуры длиной до 10 см. Подобные шнуры около карпофоров встречаются при росте березовика на отвалах торфа.

Волнушка розовая — микоризообразователь березы и ели. Встречен на валежной сильно разложившейся древесине березы. Карпофоры формируются на лишенных коры участках и под корой. Как правило, в древесине наблюдалась масса корней березы с микоризами. Очевидно, способность к росту на древесине у волнушки розовой ограничена, так как встречаются карпофоры редко и только при сильном разложении древесины и большом скоплении микоризных окончаний.

Горькуша — микоризообразователь березы, ели и сосны. Синтез микориз осуществлен с несколькими видами сосен (Modess, 1941), в том числе с сосной обыкновенной (Pachlewski, 1968). Рост на гнилой древесине значительно чаще наблюдается в северной подзоне тайги, чем в средней. В Мурманской области особенно много карпофоров встречено на валежных стволах ели в ельниках зеленомошной группы. В сосняках брусничных и черничных карпофоры появились на сосновых пнях 30—40-летней давности, а также на основании стволов прерастойных деревьев. В последнем случае они вырастали из рыхлого слоя коры на высоте до 30 см от поверхности почвы. На толстых пнях высотой до 50 см при толщине периферического слоя гнили до 20 см карпофоры обычно появляются по краю пня. Корни сосны в таких пнях проходили по границе

рыхлой и плотной древесины, проникая и в плотную часть пня. С северной стороны пня корни поднимаются выше, чем с южной. Ближе чем на 20 см корни от основания ножек карпофоров не встречены. Но часто связь между корнями и карпофорами прослеживалась по хорошо заметным серовато-белым шнурам, отходящим от основания ножек.

В средней подзоне тайги нередко очень много карпофоров появляется на местах перегнивания скученных порубочных остатков 20—30-летней давности. В древесине около карпофоров обнаруживаются корни березы, сосны или ели с разнообразными микоризмами.

На корнях березы микоризы светло-коричневые до желто-коричневых (цвета ножки карпофоров), простые и ложнодихотомически разветвленные, слегка или сильно изогнутые. Чехол простых микориз гладкий, чаще из плотно уложенных бесцветных гиф, диаметром около 4 м с пряжками, толщина чехла в среднем 21 м (колебания от 18 до 32 м). У ложнодихотомически разветвленных микориз чехол псевдопаренхиматический, наружная часть плектенхиматическая с отходящими гифами диаметром 2,3 м с пряжками, толщина чехла от 25 до 32 м. У обеих групп микориз имеется сеть Гартига, внутриклеточного мицелия не обнаружено. Встречены также клубеньковые желто-коричневые микоризы.

На одних и тех же мочках корней сосны среди микориз, образованных горькушей, встречены простые и вильчатые микоризы, образованные *S. bicolor*.

Груздь черный — микоризообразователь березы. Распространен в березовых молодняках. Реагирует на повышение содержания в почве азота, что обуславливает обильное плодоношение при значительной примеси к березе ольхи серой. Плодоношение вызывается или усиливается при внесении в березняки азотных и, особенно, в сочетании с фосфорно-калийными удобрениями. Встречен на муравейниках в молодых и средневозрастных сосняках зеленомошной группы.

Желчный гриб — микоризообразователь сосны. Синтез микориз осуществлен у сосны виргинской (Vozzo, Hacskeylo, 1962). Встречен на муравейниках в сосняках зеленомошной группы. Значительно чаще наблюдается рост на муравейниках в дождливые годы (1976).

Лисичка ложная — микоризообразователь березы. По наблюдениям Лайхо (Laiho, 1970) сапротроф гумусный. Встречена на пнях сосны в березово-сосновых молодняках I класса возраста зеленомошной группы. Карпофоры расположены у основания пня. Чаще растет на муравейниках в сме-

шанных лесах, иногда значительными группами особенно в годы с дождливой осенью. Обычен на возобновляющихся березой вырубках из-под насаждений зеленомошной группы. Очевидно, мицелий обладает большой конкурентной способностью по отношению к бактериям, так как на вырубках растет среди луговика и войника, резко увеличивающих численность бактерий в ризосфере и почве (Шубин, Данилевич, 1965).

Мицелий не чисто-белый, слабаразит. На заходящих в муравейники корнях березы около карпофоров обнаружены слабонзвилистые гладкие микоризы.

Масленок поздний — микоризообразователь сосны. Синтез микориз осуществлен у сосны, березы, лиственницы и ели. Встречен на муравейниках в изреженных спелых сосняках черничных.

Млечник вялый — микоризообразователь березы и сосны. Обнаружен на пнях сосны 15—20-летней давности в березово-сосновом молодняке, сформировавшемся на вырубке из-под сосняка брусничного. Карпофоры располагались на основании пня на хорошо разложившейся древесине. Отходящий от ножки мицелий серовато-белый, образует тонкие шнуры. В гнилой древесине вблизи карпофоров обнаружены корни сосны с клубеньковыми светло-серыми микоризами.

Чехол микориз из плотно уложенных гиф, от поверхности чехла отходят гифы диаметром от 2,1 до 2,7 м. Толщина чехла 70—80 м. Сети Гартига и внутриклеточного мицелия не обнаружено.

Моховик желто-бурый — микоризообразователь сосны. Синтез микориз осуществлен у многих видов сосны и лиственницы европейской. Встречен на муравейниках в изреженных спелых сосняках зеленомошной группы.

Мухомор красный — микоризообразователь березы, ели, сосны и лиственницы. Синтез микориз осуществлен у многих видов сосен, березы, ели, лиственницы и дуба. Обнаружен на муравейниках, особенно в смешанных насаждениях с травяным покровом.

Свинушка толстая — микоризообразователь сосны. По данным Лайхо (Laiho, 1970), ксилосапротроф. Часто встречается на пнях сосны в сосняках на бедных песчаных почвах.

Свинушка тонкая — микоризообразователь березы, ели, кедра, ольхи серой. Растет на пнях и валежных стволах березы, ели и сосны. Подобно горькуше на пнях сосны 20—40-летней давности появляется у среза на высоте 0,5—0,6 м. В. Я. Частухин (1955) наблюдал рост свинушки на еловом пне

высотой более 1 м. Особенно обилен рост свинушки был в 1977 г. на валежной древесине сосны в 18-летнем сосняке вересковом, где начиная с 1966 г. систематически вносили калийно-азотные удобрения. При этом в древесине встречались скопления мицелия в виде желто-коричневых пленок.

Строфария Горнеманна — микоризообразователь сосны. По данным Лайхо (Laiho, 1970), сапротроф гумусный. Встречена на полуразложившихся окученных порубочных остатках, расположенных в пониженных местах, покрытых сфагновыми мхами. От основания ножек в древесину отходили серовато-белые толстые шнуры.

Сыроежка болотная — микоризообразователь сосны. Встречена на сильно разложившихся пнях и валежной древесине березы в смешанных насаждениях по окрайкам болот.

Появление карпофоров микоризных грибов на гнилой древесине мы не рассматриваем как переход к сапротрофии. Раскопки показывают, что в большинстве случаев в древесину проникают корни растущих вблизи деревьев-симбионтов. На корнях всегда отмечалось обильное микоризообразование, что согласуется с высказываниями о способности древесных растений использовать гнилую древесину только через микотрофию (Шубин, 1957; Нечаев, 1975; Froidevaux, 1975). На частично разрушившихся пнях корни распространяются по границе со слабоизменившейся твердой древесиной, проникая в нее и как бы «обсасывая» пень. На сильно разложившейся древесине корни концентрируются в участках, менее подверженных высыханию. Обычно такие участки покрыты мхами и лишайниками.

Очевидно, корни используют гнилую древесину при первой возможности, так как отмечено проникновение придаточных корней в гнилую сердцевинную часть материнского дерева. Это особенно часто наблюдается у березы. Наличие придаточных корней в гнилой части дерева отметил П. К. Красильников (1956), развитие корней в гнилой части древесины другой породы описано В. Д. Лопатиным (1959). Мелин (Melin, 1925) указывал на обильное скопление микоризных корней в погребенной древесине, что впоследствии отмечали многие исследователи. По наблюдениям М. Д. Сибиряковой (1969), поверхностные корни деревьев очень активно осваивают и муравейники.

Между отходящим от карпофоров видимым мицелием и корнями деревьев часто нельзя обнаружить непосредственного контакта, но это не указывает на отсутствие связи между симбионтами. Так, карпофоры свинушки тонкой могут появляться от корней дерева — хозяина на расстоянии до 2—3 м (Laiho, 1970; Шубин, 1973). Аналогичным образом следует

рассматривать случаи, когда в пнях или валежных стволах не обнаружены корни деревьев, но их много в почве. Такое явление мы наблюдали при росте свинушки тонкой на валежных стволах сосны в смешанных молодняках на песчаных почвах. Очевидно, это связано с резкими колебаниями влажности древесины, неблагоприятными для развития корней растений.

Причины распространения на древесине микоризных грибов различны. Во многих случаях основную роль может играть способность к росту при неустойчивом режиме увлажнения и слабой обеспеченности элементами минерального питания. В частности, этим объясняется рост на древесине березовика обыкновенного и горькуши. Оба вида встречаются на очень сухих и бедных почвах иногда на чистом крупнозернистом песке.

Вторая причина — слабая конкурентная способность по отношению к другим видам микоризных грибов. Скорее всего обе указанные причины — рост на бедных почвах и слабая конкурентная способность — действуют совместно. Это справедливо по отношению к горькуше, массовое плодоношение которой обычно наблюдается в экстремальных почвенных и погодных условиях. Третья — ингибирующее влияние растений напочвенного покрова на развитие мицелия в почве. Боулард (Boulard, 1964) отметил отрицательное влияние выделений корней вереска на образование микориз у древесных пород. Исследования Робинсона (Robinson, 1972) показали, что выделения корней вереска и экстракты из его опада подавляют рост мицелия микоризных грибов, особенно в кислой среде (рН 3,9). По его мнению это связано с действием антибиотических веществ, выделяемых присутствующим в корнях вереска грибом-эндофитом.

В опытах Броуна и Микола (Brown, Micola, 1974) водные вытяжки из лишайников, особенно *Cladonia alpestris*, ингибировали рост культур микоризных грибов. Наиболее чувствительными к токсическому влиянию оказались *C. bicolor* и свинушка тонкая. Токсическое влияние на свинушку тонкую проявили вытяжки из гумуса, образовавшегося под покровом лишайников. На рост масленка позднего, моховика желто-бурого и *Ceposossium graniforme* вытяжки из лишайников не оказали отрицательного влияния.

Массовое появление березовика обыкновенного на пнях и валежной древесине мы наблюдали в березово-сосновом молодняке II класса возраста, где в покрове господствовал вереск. Внесение азотных удобрений в сосняке вересковом I класса возраста вызвало обильное разрастание вереска и исчезно-

вление микоризных грибов, кроме свинушки тонкой, которая появилась в большом количестве. В этом случае отмечен частый рост свинушки на пнях и валежных стволах сосны, т. е. в обоих случаях присутствие вереска и рост микоризных грибов на древесине совпадали.

Однако появление на муравейниках в типах леса с более богатыми почвами таких микоризных грибов, как мухомор красный, груздь черный, моховик желто-бурый объясняется, очевидно, отсутствием отрицательного влияния травяного напочвенного покрова.

Таким образом, рост микоризных грибов на древесине и муравейниках может быть обусловлен особенностями в составе и обилии напочвенного покрова.

Некоторые микоризные грибы появляются на основании сильно разложившихся пней или валеже. По нашим наблюдениям, это вызвано накоплением в прилегающих слоях почвы мицелия, через которые проходят корни перед проникновением в древесину. Такие случаи возможны для многих видов, но отмечены у волнушки розовой и млечника вялого, карпофоры которых появлялись на древесине только у поверхности почвы.

Следует отметить, что причины, обуславливающие рост сравнительно небольшого количества видов микоризных грибов на древесине, заслуживают всестороннего изучения и главным образом с точки зрения особенностей их питания (раздельного и в симбиозе). Безусловно, указанных причин недостаточно. Например, ими нельзя объяснить, почему горькуша, березовик обыкновенный и свинушка тонкая растут на древесине, а лаковица розовая нет. Последняя распространена даже в более экстремальных условиях, чем горькуша, ежегодно и обильно плодоносит, имеет больший набор симбионтов. Часто лаковица растет вместе с горькушей, березовиком обыкновенным и свинушкой тонкой на отвалах торфа (Шубин, 1973). Ряд авторов относят лаковицу к сапротрофам гумусным, в опытах А. Ф. Тимофеева (с. 85, табл. 2 данного сб.) лаковица проявила способность к разрушению древесины березы.

Рост микоризных грибов на древесине имеет значение для их сохранения на вырубках. Например, *S. bicolor* очень обилён в древесине и грубогумусной подстилке под пологом леса. После рубки древостоя усиливается минерализация подстилки и мицелий *S. bicolor* исчезает, но сохраняется в древесине валежа, пней и крупных корней. Очевидно, это свойственно и некоторым другим микоризным грибам, растущим в древесине, но проследить это трудно, поскольку их мицелий не имеет такой яркой окраски, как мицелий *S. bicolor*. Сохранению микориз-

ных грибов в древесине должно способствовать оставление на вырубках тонкомера и подроста, корни которых обычно расположены ближе к поверхности и чаще осваивают валеж и пни.

Выводы

1. Изучение роста микоризных грибов в гнилой древесине и других органических субстратах представляет большой интерес для оценки их роли в гетеротрофности древесных растений.

2. Наблюдениями на территории Карелии и Мурманской области выявлены следующие виды микоризных грибов, растущих на валежных стволах, пнях и окученных порубочных остатках: березовик обыкновенный, волнушка розовая, горькуша, лисичка ложная, млечник вялый, свинушка толстая, свинушка тонкая, строфария Горнеманна, сыроежка болотная. На муравейниках отмечены: волнушка розовая, груздь черный, желчный гриб, лисичка ложная, масленок поздний, моховик желто-бурый, мухомор красный, свинушка тонкая.

Приведены данные по экологии каждого из перечисленных видов, а для некоторых дана характеристика мицелия и микориз.

3. Установлено, что при росте в гниющей древесине микоризные грибы не теряют связи с растением-симбионтом и поэтому их нельзя относить к сапротрофам.

4. Рост выявленных видов микоризных грибов в гнилой древесине может быть обусловлен следующими причинами: способностью расти при неустойчивом режиме увлажнения и слабой обеспеченности элементами питания; слабой конкурентной способностью с другими микоризными грибами; ингибирующим влиянием растений напочвенного покрова на развитие мицелия в почве; накоплением мицелия в прилегающих к древесине слоях почвы, что обеспечивает успешную колонизацию им проникающих в древесину корней.

5. Способность к росту в древесине — один из путей сохранения микоризных грибов после рубки древостоя.

6. Микоризные грибы, растущие в древесине, имеют большое значение для возобновления леса на обследованных почвах и их изучение заслуживает внимания.

**ВЛИЯНИЕ СОКА И ВОДНЫХ ЭКСТРАКТОВ
ИЗ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ
НА ВСХОЖЕСТЬ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

При изучении взаимоотношений микоризных грибов и древесных растений основное внимание исследователи уделяли выявлению влияния чистых культур грибов на рост и микоризообразование семян. Вопрос о влиянии микоризных грибов на всхожесть семян в литературе не рассматривался. В то же время он является определяющим при выборе способа внесения микоризного материала.

Известно, что микоризные грибы образуют целый ряд биологически активных веществ (антибиотики, витамины, стимуляторы роста и др.), способных оказывать значительное влияние не только на рост и развитие сеянцев, но и на всхожесть семян (Шиврина, 1965; Широких, 1974; Slankis, 1973). Бокор (цит. по Лобанову, 1971) утверждает, что антибиотики, выделяемые микоризными грибами, подавляют всхожесть семян. Под действием плесневых грибов антибиотики разрушаются и отрицательное действие микоризных грибов на семена устраняется.

Намачивание семян сосны в культуральных жидкостях таких микоризных грибов, как козляк, масленок поздний, масленок листовичный, моховик зеленый, мухомор серо-розовый и *Seposossium granifogme* повышало их всхожесть на 10—25% по сравнению с контролем (питательная среда) (Шемаханова, 1962). Положительное влияние микоризных грибов на прорастание семян отмечается и в других работах (Славкина, 1963; Ибрагимов, Ахметшин, 1976). Н. М. Шемаханова (1962) объясняет увеличение всхожести семян стимулирующим действием витаминов, вырабатываемых такими грибами. Однако эта точка зрения не находит своего подтверждения в опытах А. И. Федоровой (1971), которая наблюдала снижение грунтовой всхожести семян сосны и листовницы под воздействием стимуляторов роста и витаминов. Таким образом, вопрос о механизме влияния микоризных грибов на семена в процессе их прорастания до сих пор остается открытым.

Использование в широком масштабе мицелия и культуральных жидкостей чистых культур микоризных грибов для исследования их влияния на всхожесть семян представляет определенные трудности. Сложна методика выделения и размножения микоризных грибов. Требуется значительное время ввиду

медленного роста микоризных грибов (обычно не менее двух месяцев). Необходимо соблюдать стерильность при всех операциях.

Некоторые исследователи для поиска антибиотиков и стимуляторов роста применяли сок или водные вытяжки из плодовых тел (карпофоров). Дж. Г. Мелик-Хачатрян и Дж. Г. Абрамян (1969), используя водные экстракты из сухих плодовых тел, установили, что из 28 видов агариковых грибов 24 ингибируют, а 4 стимулируют рост проростков кукурузы. П. С. Широких (1974) обнаружил биологически активные вещества в водных вытяжках из плодовых тел белого гриба. В малых концентрациях они стимулировали, а в больших ингибировали первоначальный рост томатов, пшеницы, гороха. Ламберев и др. (цит. по Мелик-Хачатрян и др., 1969а) с успехом использовали сок и мязгу плодовых тел 100 видов базидномицетов для поиска антибиотиков по отношению к стафилококкам. Таким образом, биологически активные вещества обнаружены как в соке, так и экстрактах из свежих и сухих плодовых тел.

Карпофоры грибов являются результатом жизнедеятельности мицелия, в котором все обменные процессы протекают значительно активнее, чем в плодовом теле. Мицелий проявляет большую биологическую активность, чем сок или экстракты (Торев, 1961). Таким образом, используя сок или экстракты из плодовых тел, можно значительно упростить и ускорить отбор грибов для искусственной микоризации, правильно определить сроки и способ внесения микоризного материала. Однако до настоящего времени данный вопрос в литературе не рассматривался и нуждается в экспериментальном материале.

Цель наших исследований — выяснить влияние сока и водных экстрактов микоризных грибов на всхожесть семян сосны обыкновенной.

Методика проведения опытов следующая. Свежесобранные грибы отжимали с помощью ручной соковыжималки. Для намачивания семян использовали сок следующих концентраций: 100% (исходная), 10 и 1. Продолжительность намачивания семян — 24 часа. Затем семена промывали и помещали в аппараты на проращивание (100 шт. × 4). Контроль — намачивание в родниковой воде, которая применялась в опытах для приготовления разведений.

Для получения экстрактов сухие плодовые тела измельчали на электрической мельнице. Навеску в 1 г воздушно-сухого порошка заливали 100 мл дистиллированной воды. Через сутки растворы отфильтровывали и использовали для намачивания семян в следующих концентрациях: исходная и в разведе-

нии 1:10. Продолжительность намачивания — 24 часа. Затем семена промывали и помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу (100 шт.×4). Во время опыта температура в термостате поддерживалась в пределах 23—25°. Срок проращивания 15 дней.

Большинство из испытанных видов микоризных грибов не оказали отрицательного влияния на всхожесть семян. При намачивании их в соке белого гриба, масленка позднего, свинушки тонкой 100%-ной концентрации всхожесть повысилась по отношению к контролю на 15—21%. При уменьшении концентрации стимулирующее действие сока снижалось. Отрицательное влияние на проращивание семян оказали вещества, содержащиеся в соке млечника вялого и лисички настоящей. Всхожесть их снизилась на 13—20% (по отношению к контролю) (табл. 1).

Результаты опыта показывают дифференцированное влияние веществ, содержащихся в соке плодовых тел, на проращивание семян. Наиболее показательно в этом отношении использование неразбавленного сока. В свою очередь по активности он ближе к действию мицелия, чем разбавленные растворы. По влиянию на проращивание семян можно выделить 3 группы грибов: стимулирующие всхожесть семян (белый гриб, масленок поздний, свинушка тонкая); снижающие ее (млечник вялый, лисичка настоящая) и грибы, практически не влияющие на всхожесть семян (лаковица розовая, груздь черный, сыроежка красная и зеленая, мухомор красный, горькуша, моховик желто-бурый). Таким образом, уже на первом этапе работы возможен предварительный отбор грибов для искусственной микоризации.

В опыте с намачиванием семян в экстрактах из сухих плодовых тел микоризных грибов исходной концентрации во всех случаях отмечалось увеличение всхожести по сравнению с контролем. Однако лабораторная всхожесть семян была низкой (табл. 2). Это, видимо, связано с отрицательным влиянием дистиллированной воды (Крокер, Бартоп, 1955). Добавление к дистиллированной воде растворимых веществ из сухих плодовых тел несколько снизило ее токсическое воздействие. Поэтому повышение всхожести семян в данном случае мы рассматриваем не как стимуляцию всхожести, а как нейтрализацию вредного воздействия дистиллированной воды. Это подтверждает опыт с намачиванием семян в экстрактах из млечника вялого, свежий сок которого значительно снижал всхожесть семян. Вероятно, и сам процесс сушки грибов оказывает влияние на их биохимические свойства, вызывая изменения

Таблица 1

Влияние сока из плодовых тел микоризных грибов на всхожесть семян

Вариант опыта	Концентрация, %					
	100 (исходная)		10		1	
	Всхожесть					
	°	по отношению к контролю	°	по отношению к контролю	°	по отношению к контролю
Контроль	$\frac{55,2}{45-60}$	100	$\frac{55,2}{45-60}$	100	$\frac{55,2}{45-60}$	100
Белый гриб	$\frac{66,5}{59-71}$	121	$\frac{62,0}{58-66}$	112	$\frac{57,7}{53-67}$	104
Масленок поздний	$\frac{63,7}{58-67}$	115	$\frac{52,7}{45-61}$	95	$\frac{53,2}{44-59}$	96
Лаковица розовая	$\frac{57,0}{54-59}$	103	$\frac{48,5}{46-50}$	88	$\frac{54,0}{49-60}$	98
Контроль	$\frac{56,0}{49-59}$	100	$\frac{56,0}{49-59}$	100	$\frac{56,0}{49-59}$	100
Груздь черный	$\frac{60,5}{52-69}$	108	$\frac{52,7}{52-53}$	94	$\frac{60,0}{57-65}$	107
Сыроежка красная	$\frac{60,0}{54-65}$	107	$\frac{62,7}{46-69}$	112	$\frac{57,5}{53-63}$	103
Сыроежка зеленая	$\frac{60,3}{53-65}$	108	$\frac{57,5}{54-62}$	103	$\frac{56,0}{53-59}$	100
Контроль	$\frac{58,3}{47-69}$	100	$\frac{58,3}{47-69}$	100	$\frac{58,3}{47-69}$	100
Свиношка тонкая	$\frac{67,5}{64-72}$	116	$\frac{62,2}{56-65}$	107	$\frac{56,7}{55-58}$	97
Мухомор красный	$\frac{58,2}{55-62}$	100	$\frac{61,2}{63-69}$	105	$\frac{53,2}{51-56}$	91
Горькуша	$\frac{56,2}{48-60}$	96	$\frac{56,0}{50-66}$	96	$\frac{59,7}{58-61}$	102
Контроль	$\frac{59,4}{53-67}$	100	$\frac{59,4}{53-67}$	100	$\frac{59,4}{53-67}$	100
Моховик желто-бурый	$\frac{61,2}{55-65}$	103	$\frac{59,2}{51-63}$	100	$\frac{55,5}{49-62}$	93

Окончание табл. 1

Вариант опыта	Концентрация, %					
	100 (исходная)		10		1	
	Всхожесть					
	%	по отношению к контролю	%	по отношению к контролю	%	по отношению к контролю
Лисичка настоящая	$\frac{51,5}{45-55}$	87	$\frac{56,7}{46-65}$	94	$\frac{52,2}{47-56}$	88
Млечник блеклый	$\frac{47,7}{44-56}$	80	$\frac{51,0}{44-56}$	86	$\frac{48,2}{45-52}$	81

Примечание. Здесь и в табл. 2 числитель — средняя величина, знаменатель — крайние величины.

Таблица 2

Влияние водных экстрактов из сухих плодовых тел
микоризных грибов на всхожесть семян

Вариант опыта	Концентрация экстракта			
	исходная		1 : 10	
	Есхожесть			
	%	по отношению к контролю	%	по отношению к контролю
Контроль	$\frac{29,7}{25-35}$	100	$\frac{29,7}{25-35}$	100
Млечник блеклый	$\frac{42,7}{38-52}$	143	$\frac{28,2}{25-32}$	95
Груздь черный	$\frac{39,2}{37-43}$	132	$\frac{36,3}{27-44}$	122
Свинушка тонкая	$\frac{37,3}{29-62}$	125	$\frac{37,7}{27-49}$	127
Сыроежка зеленая	$\frac{35,7}{24-48}$	120	$\frac{36,3}{26-60}$	123
Мухомор красный	$\frac{34,5}{22-51}$	116	$\frac{27,0}{22-35}$	91
Гигрофор бурый	$\frac{32,2}{24-41}$	108	$\frac{29,0}{23-39}$	98

в составе и количестве биологически активных веществ, которые часто по своей природе являются нестойкими. Поэтому, несмотря на удобства в работе с сухими карпофорами (независимость от времени года, урожая грибов и т. п.), при проведении исследований необходимо в качестве объекта брать свежие плодовые тела.

Выводы

1. Сок плодовых тел большинства испытанных микоризных грибов не оказал отрицательного влияния на всхожесть семян сосны. Исключение составляли млечник вялый и лисичка настоящая.

2. Влияние веществ химической природы, содержащихся в соке микоризных грибов, зависит от вида гриба и концентрации раствора. Для определения влияния микоризных грибов на всхожесть семян следует брать неразбавленный сок.

3. Сок плодовых тел микоризных грибов может служить индикатором для первичного отбора грибов при искусственной микоризации. С этой целью необходимо проведение сравнительных исследований по влиянию продуктов жизнедеятельности мицелия и сока из свежих плодовых тел грибов на всхожесть семян.

Л. А. Семенова

МОРФОЛОГИЯ МИКОРИЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СПЕЛЫХ ЛЕСАХ

Корневое питание — один из узловых моментов в изучении биологических особенностей сосны. Накопление знаний по этому вопросу позволит более рационально и эффективно применять минеральные удобрения в лесном хозяйстве, а также использовать другие факторы воздействия на продуктивность древостоев. Все лесобразующие древесные породы таежной зоны являются микотрофами. Несмотря на то, что микотрофизм древесных пород изучался многими советскими и зарубежными исследователями, вопрос о роли микориз в поступлении питательных веществ в корень из почвы еще далек от разрешения. В литературе весьма противоречивы сведения об эффективности искусственной микоризации, о динамике формирования микориз, длительности функционирования и продолжительности их жизни. Нет единого мнения и на природу взаимоотношений дерева и гриба.

Прямых убедительных данных о значении для дерева того или иного вида микориз пока нет. Имеются лишь отдельные сведения о содержании некоторых химических элементов в микоризах. Например, Гебл (Göbl, 1967) отмечает, что клубневидные микоризы *Pinus cembra* L. накапливают фосфора, калия и магния в 3—4 раза больше, чем немикоризные короткие корни. Однако существует мнение, что микоризы затрудняют продвижение фосфора и других питательных элементов в проводящий корень, и дерево получает эти элементы лишь после отмирания и минерализации микориз (Костычев, 1951; Самцевич, 1955; Ахромейко, 1960). Возможно, клубневидные микоризы и являются примером такого способа взаимоотношений дерева и гриба, т. е. фосфора накапливается в клубневидных микоризах больше от того, что затруднен его транспорт в корень дерева. В то же время низкий уровень содержания фосфора и калия (по данным Гебл в 1,5 раза меньше, чем в немикоризных коротких корешках) в коричневых и черных Сепососит — типа микоризах еще не является доказательством меньшего положительного значения таких микориз для дерева. Очевидно, что физиология взаимоотношений дерева и гриба в коричневых и черных микоризах иная, чем в клубневидных. В данном случае отток питательных элементов из микоризы в проводящий корень возможно имеет место, и дерево извлекает пользу от грибного симбионта еще до отмирания микоризы.

Мнение о физиологической разнокачественности микориз в настоящее время не оспаривается. Однако в исследованиях по микотрофии широко применяется балльная оценка микоризности, где разнообразие микориз не учитывается. Связано это с большими методическими трудностями в диагностике микориз. До сих пор нет общепринятой классификации микоризных окончаний.

Общая система микориз на структурно-функциональной основе представлена в трудах Х. Бургсффа (1963) и И. А. Селиванова (1973). Типичные микоризы хвойных древесных пород отнесены И. А. Селивановым к типу I и названы эумицетными хальмофаговыми эктомикоризами. Кроме выше названного типа, на хвойных Фасси, Фонтана и Трапп (Fassi, Fontana, Trappe, 1969) обнаружили микоризы, образованные эндогенным грибом. Эти микоризы И. А. Селивановым названы фикомицетными тамнискофаговыми эктомикоризами (тип VIII). Н. С. Голубинской (1967) и К. И. Еропкиным (1970) на хвойных найдены микоризы со смешанной инфекцией: фикомицетно-эумицетные эктомикоризы (тип IX).

Из частных систем наиболее широко используется разработанная Т. Домиником в 1956 г. (Доминик, 1963б) классификация эктомикориз, основанная на микроскопическом строении грибного чехла. Дополнили и расширили классификацию Доминика А. Е. Катенин (1972) и И. А. Селиванов (1973).

Существуют классификации микориз, основанные на отдельных морфологических признаках. Такова классификация А. А. Власова (1955) микориз дуба по их форме. И. В. Красовская (1952) разделяет микоризы дуба по окраске, одновременно отмечая особенности грибного чехла. Дж. Харли (1963) на основе анатомо-морфологических признаков строит классификацию корневых окончаний бука по степени активности грибного партнера. Он выделяет 9 типов корешков у бука и располагает их в порядке возрастания тесноты связи гриба и дерева, начиная с немикоризных корней и «поверхностных эктотрофных микориз» и кончая «черной» и «вторичной», среди которых нередко псевдомикоризы, где грибы настолько активны, что переходят к паразитизму. Морфологические классификации микориз хвойных, в том числе сосны, представлены в работах Мелли (Melin, 1923), И. А. Бункиной (1962), Микола и Лайхо (Micola, Laiho, 1962), Гебл (Göbl, 1967a), К. И. Еропкина (1975). В частности, К. И. Еропкин выделяет у голосеменных растений 17 типов форм микориз. По степени разветвленности объединяет их в три группы: простые формы, переходные и сложные. Ф. Гебл при определении типа опирается на форму и цвет микоризы, учитывая также наличие и характер отходящего мицелия. Названия ее типов выглядят следующим образом: вильчатые белые гладкие; вильчатые белые с отходящим мицелием; вильчатые черные тонкие; вильчатые цвета серы; черные (тип Сепососит) и т. д.

Каждая из перечисленных частных систем микориз не совершенна и наиболее частый упрек в их адрес: по внешним признакам (форме, цвету микориз, характеру поверхности) нельзя строить классификации, так как эти признаки изменчивы. Некоторые авторы считают, что на форму микориз в значительной степени влияют почвенные условия. Так, при внесении удобрений происходит увеличение числа разветвленных форм, грибные чехлы становятся тоньше (Рий, 1970). По данным А. К. Эглице (1955) клубневидные микоризы образуются при недостатке усвояемого азота в почве. Зависимость формы микориз от эдафических условий отмечали Е. Мелин (Melin, 1925), М. Рейнер и В. Пельсон-Джонс (1949), А. Келли (1952), Дж. Харли (1963), Э. Бьеркман (Björkman, 1970). Ф. Гебл (Göbl, 1967a). А. Келли и Ф. Гебл полагают, что по

окраске и строению микориз можно оценивать условия произрастания древесной породы. Возрастные изменения в форме микориз отмечают А. Е. Катенин (1972), В. Г. Логинова (1966), К. И. Еропкин (1975). Считая форму неустойчивым признаком, Т. Доминик (1963б) и А. Е. Катенин (1972) при составлении определителя микориз ее почти не учитывают.

Однако ряд авторов подчеркивает относительную стабильность различных морфологических признаков эктомикориз. В частности, В. Мейстрик (Mejstrik, 1972) отмечает, что сравнительная частота распределения подтипов микориз у *Nothofagus solandri* мало изменяется в течение года. При изучении сукцессий микоризных ассоциаций на корнях *Pinus radiata* Г. Маркс и Р. Фостер (Marks, Foster, 1967) обнаружили, что за три года происходят лишь незначительные изменения в распространении различных форм микориз. Б. Зак (Zak, 1973) утверждает, что цвет микориз варьирует не больше, чем другие биологические свойства. Большая вариабельность в цвете мицелия микоризных грибов, выращенных на искусственных питательных средах, не характерна для микориз в природных условиях.

Таким образом, вопрос, насколько стабильны морфологические признаки и можно ли их использовать для идентификации эктомикориз, в специальной литературе не имеет пока однозначного ответа.

Действительно, опираясь на один, реже два, макроскопических признака, исследователь зачастую объединяет в один тип микоризы, весьма различные по другим показателям. И наоборот, микоризы, сходные по физиологическим свойствам и образованные одним грибом, на разных возрастных стадиях оказываются в разных типах. Таких недостатков не избежала и классификация мицелиальных чехлов Т. Доминика.

Идеальная классификация эктомикориз, по мнению Зака (Zak, 1973) и других исследователей, должна основываться на идентификации грибного симбионта. Наименование микоризы будет включать название вида высшего растения и гриба. Такая классификация — дело будущего. Между тем и при построении естественной системы микориз не обойтись без макро- и микроскопических морфологических признаков.

Цель настоящей работы — изучение разнообразия микориз сосны обыкновенной, произрастающей в различных естественных условиях. Были выбраны участки со спелым или приспевающим древостоем в четырех типах леса, сосняки лишайниковый, брусничный и сфагновый, ельник травяной с примесью сосны и березы.

Основные работы выполнены в 1975 г. на стационарных участках леса близ д. Вендюры (Карельская АССР). Дополнительные наблюдения проведены в Мурманской и Вологодской областях.

Размер учетных площадок 400 м². Каждая разбита на 10 секторов. Отбор образцов корней производили из почвенных высечек размером 10×10 см до глубины 15—20 см (чтобы охватить три генетических горизонта). Место высечки в секторе намечалось произвольно. В лаборатории из почвенных образцов осторожно, чтобы не обломить хрупкие микоризы, выбирали корешки сосны и промывали их водой. Отрезки, наиболее типичные для данного образца корней предпоследнего порядка общей длиной 15 см, обследовали с помощью бинокля МБС-2. Отмечали количество микориз каждой из выделенных форм, длину микориз (среднюю, минимальную и максимальную), наличие корневых волосков, поверхностный мицелий. Для дальнейшего микроскопического исследования образцы микориз фиксировали в спирт-формоле. Анатомические срезы делали от руки или на санном микротоме. Во втором случае производили обезвоживание и постепенную пропитку микориз парафином. Окрашивали срезы по рекомендации Р. К. Саляева (1964) комбинированным красителем: сафранин+анилиновый синий в пикриновой кислоте (по рецепту Н. А. Наумова и В. Е. Козлова, 1954) или по рецепту Л. И. Курсанова (1940, с. 161) анилиновым синим в молочной кислоте. Заключали препараты в бальзам или глицерин-желатину. Для микроскопического исследования образцы микориз отбирали трижды за вегетационный период (конец мая, июль и конец сентября 1975 г.) и один раз зимой (январь 1975 г.). Количественные учеты микориз зимой не проводились.

При изучении анатомического строения микориз отмечали: толщину грибного чехла, цвет и диаметр отходящих от него гиф, наличие перегородок и пряжек, характер сложения чехла и цвет (подтип и род по Доминику), наличие сети Гартига или внутриклеточного мицелия, глубину проникновения гиф внутрь корня, особенности строения корня.

Всего обследовано 330 образцов корней сосны обыкновенной.

За изменениями в морфологии микориз в течение вегетационного периода проводили наблюдения по методике А. Я. Орлова (1957).

В диагностике микориз очень важны используемые морфологические признаки. По нашим наблюдениям, форма и цвет данной конкретной взрослой микоризы не могут измениться при

любом нарушении экологического равновесия. Дело в том, что большая часть взрослого микоризного окончания представляет собой зону тканей, закончивших дифференциацию. Поэтому изменение формы этой части микоризы происходит лишь при отмирании первичной коры и выражается в одних случаях (обычно) в малозаметном уменьшении диаметра корешка за счет падения тургора в клетках и связанного с этим сморщивания коры, в других (реже) — в сдвигании отмершей коры и оголении центрального цилиндра (см. ниже), в третьих — микориза отмирает и отваливается несколько не меняя форму (как у *Seposossium* — типа и др.). Апоикальная меристема представлена небольшой группой клеток и большую часть года находится в состоянии покоя. При возобновлении роста микоризы в связи с малой активностью меристемы зона дифференциации клеток вместе с меристемой составляет незначительную часть микоризного окончания. Нарастание и последующее ветвление микоризы осуществляется, как правило, по тому же типу, что и предыдущие. Таким образом, происходит лишь увеличение микоризы, а тип формы сохраняется до ее отмирания. Исключение составляют комбинированные формы, которые образуются при сукцессии грибных симбионтов. Но и здесь старая форма сохраняется, а новая как бы надстраивается вторым этажом (рис. 1:3).

Цвет микоризе придают или окрашенные гифы чехла, или клетки коры, заполненные бурими дубильными веществами. И в том и в другом случае можно с уверенностью говорить о стабильности окраски зрелых микориз. Окрашенный гриб, поселяясь на молодом корешке и формируя микоризу, не изменяет свой цвет. Наблюдения за микоризами в очагах распространения окрашенного мицелия в почве показали, что цвет микориз с чехлом из такого гриба сохраняется в течение более чем одного вегетационного сезона, очевидно, до отмирания грибного чехла, т. е. образовавшаяся желтая микориза никогда не станет лиловой, бурой, черной и наоборот.

Кроме того, по нашим наблюдениям, сформировавшаяся микориза не обрастает новым грибом и не меняет цвет таким путем. Замена грибного симбионта происходит при возобновлении роста микоризы, в молодой части ее. Формирование двойных чехлов (образованных двумя видами грибов), очевидно, происходит также в молодых микоризах при одновременном (или с незначительной разницей во времени) инфицировании двумя видами неантагонистических грибов.

Парк (Park, 1970) по данным своих опытов с изолированными корешками на искусственной питательной среде описал

изменение цвета чехла, образованного несовершенным грибом *Seposossium graniforme*, от белого через желтый и коричневый до черного. В природе, очевидно, это явление не имеет места. Мы никогда не наблюдали изменения окраски в микоризах, образованных этим грибом. Поселяясь на молодом корешке, черные толстые гифы, идущие из почвы или по поверхности корня от соседнего инфицированного корневого окончания, образуют плотно прилегающую сначала редкую, затем более густую сетку, хорошо различимую невооруженным глазом.

Плотные чехлы из неокрашенного мицелия прозрачны. Микоризы с такими чехлами окрашены в бурый цвет. Интенсивность окраски зависит от количества дубильных веществ в клетках тканей корня. Этот признак, по нашим наблюдениям, тоже вполне постоянный для взрослых микориз. Различие в окраске коралловидных форм объясняется именно этим фактором (см. табл.). Беловатая полупрозрачная верхушка микоризы говорит об активном состоянии меристемы, а участок постепенного побурения до перехода в основной цвет микоризы соответствует зоне дифференциации клеток. Быстрее и обычно интенсивнее окрашиваются клетки экзодермы.

Таким образом, существенные изменения в форме и цвете имеют место лишь у ювенильных корешков на стадии формирования микоризы. Вышеприведенные данные об изменениях форм и цвета микориз в связи с изменениями условий произрастания, например, при внесении удобрений, объясняются не изменением формы и цвета индивидуальной микоризы, а заменой форм, т. е. происходит отмирание одних микориз и формирование других с новой формой и новым цветом. Скорее всего, с изменением условий окружающей среды прежний микоризообразующий гриб теряет активность и его место в экологической нише занимает другой, более приспособленный к новым условиям. Итак, согласно структурно-функциональной классификации И. А. Селиванова, типичные микоризы сосны относятся к типу эумицетных хальмофаговых эктомикориз. Тип далее подразделяется по сложению мицелиального чехла на подтипы, которые определяются лишь на анатомических срезах под микроскопом.

Исходя из вышесказанного о правомерности использования в диагностике микориз таких макроскопических признаков, как форма и цвет, мы предприняли попытку систематизировать микоризы сосны на основе этих признаков.

Выделено 7 групп микориз по форме. Названия и описания

Морфологический анализ основных форм

Тип микориз по форме	Разновидность (подтип)	Цвет	Длина, мм	Подтип чехла (по Доминику)
Простые	Юные	Желтоватые	0,3—1	Нет
	Молодые	Светло-бурые	0,5—2	A
	Закончившие развитие	От бурого до темно-коричневого	0,5—3	Ba, Fa
	Сепососсит — тип	Черные	0,5—2	Ga
	Сосуще-ростовые	Бурые	2—7	—
Четковидные	Коричневые		1—8	Ba, Fa
	Черные		1—8	Bg, Fg
Мелкоизвилистые	—	Темно-коричневые до черного	2—20	Ba, Fa, Fg, Fg
Изогнутые	Гладкие белые (атласные)			Ba, Fa
	Лимонно-желтые			A, C
	Corticium — тип	Яично-желтые	1—20	A, C
		Лиловые		A, C
		Светло-бурые и др.		A, C
Вильчатые	Молодые	Светло-бурые	0,5—2	Aa, Ba
	Закончившие развитие	От бурого до темно-бурого	1—3	Ba, Fa
	Сепососсит — тип	Черные	1—3	Ga
Коралловидные	Плотные	Коричневые до черного	2—3(4)	Fa

микориз сосны обыкновенной

Сеть Гартига	Наличие гиф в клетках коры	Характеристика первичной коры	
		клетки ризодермы	клетки мезодермы
Нет	Нет	Тонкостенные, бесцветные или слабоокрашены	Тонкостенные, бесцветные 2—3 слоя
Нет или слабо развита	"	Слабоокрашены	То же
Умеренно развита	—	Толстостенные, интенсивно окрашены	Гипертрофированные или нет, часто бурые 2—3 слоя
1—2 слоя клеток	Нет	Бесцветные или светло-бурые, разьединены гифовой тканью	Бесцветные, гипертрофированные, 2—3 слоя
—	—	Тонкостенные, бесцветные или светло-бурые	Бесцветные или бурые 4—5 слоев
Хорошо развита	Нет или везикулы	Интенсивно окрашены	Бесцветные или бурые, гомогенные или зернистые
"	арбускулы	"	То же
"	—	"	"
Хорошо развита или 1—2 слоя клеток	Нет	Плоские, раздвинуты гифами, бесцветные или светло-бурые	Гипертрофированные, дубильные вещества появляются только в старой части; 3—5 слоев
	"		
	"		
	"		
Нет или 1—2 слоя клеток	Нет	Тонкостенные, слабоокрашены	Гипертрофированные или нет, бесцветные или бурые
до эндодермы	"	Бурые	То же
1—2 слоя клеток	"	Бесцветные или светло-бурые, разьединены гифами	Бесцветные гипертрофированные
Хорошо развита	Нет	Бурые, гомогенные, плоские, разьединены гифами	Бесцветные, не гипертрофированные

Тип микориз по форме	Разновидность (подтип)	Цвет	Длина, мм	Подтип чехла (по Доминику)
Коралловидные	Рыхлые, плоские (дважды вилочки)	Бурые	3—5	Ba, Ca, Fa
	Рыхлые шаровидные	Светло-бурые или зеленоватые прозрачные	3—20	Fa
	Кистевидные	Темно-бурые или темно-коричневые	4—10	Fa
Клубневидные		Грязно-белые, серые	1—5	Ja

некоторых форм встречаются в литературе. Другие же описаны для сосны впервые и имеют оригинальные названия.

Простые микоризы (рис. 1: а). Неразветвленные окончания, обычно несколько утолщенные, ровные, гладкие, или с отходящими гифами в виде рыхлых хлопьев или щетинистые. В литературе чаще описываются булабовидные микоризы с перетяжкой у основания, на «ножке». У нас же такие микоризы крайне редки. Простые — в основном молодые, несформировавшиеся микоризы. Некоторые из простых окончаний, те, что проходят фазу интенсивного роста и расположены вблизи от ростового окончания, могут оказаться свободными от гриба. Однако образование корневых волосков на них нам не удалось наблюдать. К простым, кроме сосущих, мы относим и сосуще-ростовые окончания. Сеть Гартига у большей части простых микориз отсутствует, у других развита слабо и захватывает 1—2 слоя клеток коры. Развитие сети Гартига начинается с базальной части окончания, т. е. от материнского корня. Грибные чехлы на простых микоризах обычно рыхлые и тонкие, часто пушистые из-за отходящего в почву мицелия.

Не вызывает сомнения, что все молодые простые окончания являются активными поглощающими органами.

Четковидные микоризы (рис. 1: в) — неразветвленные окончания с чередующимися вздутиями и перетяжками. Нередко наблюдается однократное дихотомическое ветвление и образуется четковидная вилочка. Длина четковидных микориз от 1 до 8 мм, цвет темно-коричневый, как правило, с более светлой

Сеть Гартига	Наличие гиф в клетках коры	Характеристика первичной коры	
		клетка ризодермы	клетка мезодермы
Хорошо развита	Нет	Бурые	Бесцветные, не гипертрофированные
"	"	Бесцветные, просвечивает стель	Бесцветные гипертрофированные
Тонкая, умеренно развита	"	Темно-бурые	—
Хорошо развита	Везикулы, редко	Плоские, разъединены грибной тканью, исчезают	Бесцветные, не гипертрофированные; 2—3 слоя

вершиной. Поверхность гладкая, часто блестящая, грибной чехол плотный из бесцветных или реже темных гиф. Первичная кора сохраняется по всему окончанию, поэтому диаметр его одинаков по всей длине, сужения к основанию не наблюдается.

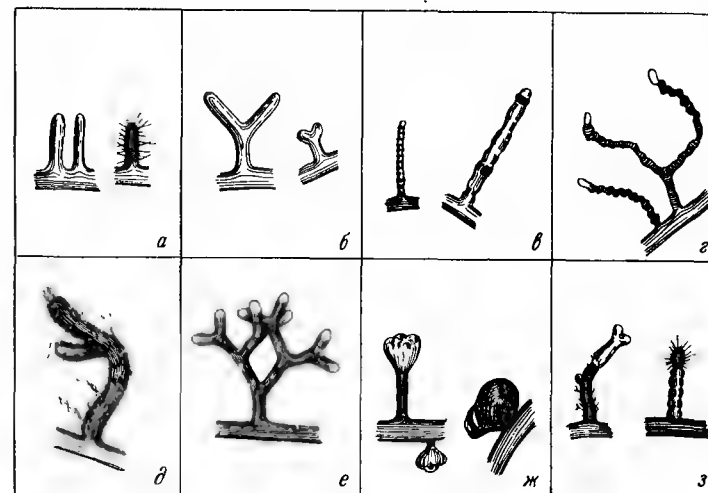


Рис. 1. Формы микориз сосны.

а — простые, б — вильчатые, в — четковидные, г — извилистые, д — изогнутые, е — коралловидные, ж — клубневидные, з — комбинированные

Подобные микоризы отмечены для рода *Acer* L. (Келли, 1952), *Tilia* L. (Горбунова, 1955), *Betula pana* L. (Катенин, 1972), *P. Pinus silvestris* L. и *Abies sibirica* (Логинова, 1970; Еропкин, 1975). Келли называет такие окончания «ожерельевидными», А. Е. Катенин относит их к простым, не выделяя в особый тип. К. И. Еропкин не обнаружил на корнях сосны четковидно-вилчатых окончаний. Нами же такие формы встречались часто и на всех исследуемых участках.

Многие авторы считают, что четковидная форма характерна для легких песчаных почв, подверженных периодическому иссушению. Появление четок связано с изменением влажности окружающей корешок почвы. Рост корешка происходит при достаточном увлажнении. В засушливый период рост приостанавливается, корешок темнеет, происходит частичное опробковение экзодермы, покрывается пробкой и покоящаяся меристема. После дождя рост возобновляется и образуется новое вздутие — четка. Следовательно, по ним можно подсчитать, сколько засушливых периодов пережила данная микориза за время индивидуального развития. Однако мы считаем, что механизм образования четок иной, чем вышеописанный. Скорее всего, причина этого явления внутреннего характера и не зависит (или зависит не только) от колебаний влажности почвы. Такое мнение сложилось у нас в результате следующих наблюдений:

1. Количество четковидных микориз в минеральных горизонтах выше, чем в подстилке, хотя почва на глубине 5—15 см меньше подвержена колебаниям влажности.

2. Четки на микоризах одной корневой мочки, т. е. расположенные близко друг к другу и находящиеся в равных условиях увлажнения, развиваются несинхронно.

3. Четки на микоризах в минеральном горизонте (особенно в горизонте В₁) более короткие, чем на микоризах из подстилки.

Возможно на глубине чаще происходит смена периодов роста и покоя, или четки укорачиваются за счет более медленного роста микоризы. Но отсюда вытекает, что в минеральных горизонтах четковидные микоризы живут дольше, так как средняя длина их в горизонте В₁ такая же, как в подстилке, а в подзоле они даже длиннее. И то и другое предположение трудно связать с условиями увлажнения.

4. Четковидные микоризы обычны на торфянистой почве сосняка сфагнового, преобладают на глубине 10—20 см.

5. Изучение препаратов продольных срезов четковидных микориз показало, что образование новых четок происходит под грибным чехлом. Опробковение экзодермы при этом не наблюдается.

По анатомическому строению четковидную микоризу можно разделить на 4 зоны:

1. Зона меристемы. Меристема четковидных микориз, как и всех других сосущих окончаний, сильно редуцирована. Дифференциация тканей происходит рано, и центральный цилиндр почти упирается в верхушку корня. На рис. 2 эндодерма и трахеиды наблюдаются в 50 мк от вершины корня (не считая грибного чехла). Мицелиальный чехол тонкий (15—30 мк), плотный, плектенхиматического сложения (подтип В по Доминику). Верхушку корня покрывает сплошь. При возобновлении роста разрыва чехла не наблюдается. В зону апикальной меристемы сеть Гартига никогда не распространяется.

2. Верхняя, молодая часть микоризы. Характеризуется развитой сетью Гартига, распространенной обычно по всей толще коры. Внутрь клеток гифы не заходят. Начинается молодая часть, как правило, вслед за первой перетяжкой, т. е. во второй от вершины четке. Если же верхушечная четка достигла значительного размера и приостановила рост, межклеточные гифы проникают в верхушечную четку и постепенно формируют там сеть Гартига вплоть до зоны апикальной меристемы. Длина молодой части четковидных микориз составляла 1—2 мм.

3. Средняя часть микоризы. Начинается с 2 и доходит до 4 мм от вершины, иногда короче. Для этого участка корня характерна деструкция грибного чехла. На срезах встречаются чехлы неотчет-

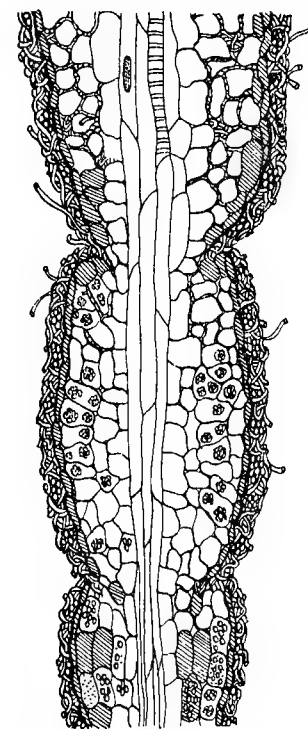
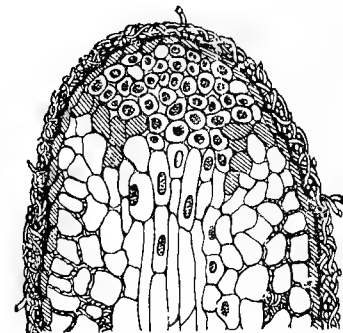


Рис. 2. Продольный срез четковидной микоризы из оподзоленного горизонта сосняка брусничного.

ливой тонковолокнистой структуры. В литературе описание подобных чехлов мы не встречали. Наружная часть такого чехла бывает ослизненной. Ослизненная часть чехла хорошо окрашивается анилиновым синим в отличие от внутренней тонковолокнистой. Чехол выглядит двухслойным. К ослизненным участкам микориз приклеиваются почвенные частицы. Такие корешки трудно извлекать из почвы. Особенно часто четковидные микоризы с ослизненными чехлами встречаются в минеральных горизонтах. Там они бывают сплошь облеплены песчинками, не смываемыми водой.

Другая разновидность деструкции чехла — его полное исчезновение. При этом сначала наблюдаются неравномерно утолщенные чехлы. Затем появляются участки оголенной коры, и, наконец, ближе к основанию корешка грибной чехол совсем исчезает.

Сеть Гартига в средней части четковидных микориз хорошо развита и распространена до эндодермы или несколько не доходит до нее. Межклеточные гифы в основном деформированы и имеют несколько сплюснутую форму и меньший диаметр по сравнению с гифами чехла. Следует отметить также большую амплитуду колебания диаметра межклеточных гиф. В большинстве случаев нам не удалось измерить диаметр межклеточных гиф, так как они были слишком тонкие и неотчетливые.

Тот факт, что гифы сети Гартига тонкие и деформированные, неровные, вряд ли является следствием механического давления клеток коровой паренхимы. Скорее это результат противодействия организма хозяина на внедрение гриба.

Неоднократно в средней части четковидных микориз мы встречали обильное развитие интрацеллюлярных гиф и арбускул.

На рис. 2 и 3 изображено анатомическое строение четковидной черной микоризы, типичной для подзолистого горизонта. Во второй от вершины четке клетки коры заполнены многочисленными арбускулами. Внедрившиеся в клетки коры гифы многократно дихотомически ветвятся, образуя шаровидные структуры, напоминающие плотные коралловидные микоризы или гаустории паразитических грибов.

Отчетливых признаков «переваривания» арбускул на рассматриваемом участке микоризы нет. Хотя в некоторых клетках наблюдаются арбускулы неотчетливой структуры. Возможно, здесь начинается «переваривание» или лизис гриба. По мнению Бургесфа (Burgeff, 1956), при распаде мицелия в эпидермальных клетках *Ericaceae* имеет место не фагоцитоз, а автолиз, так как ядра в клетках, содержащих грибок, не претерпевают изменений, которые бы указывали на переваривание гриба. Нам ка-

жется, что это предположение можно распространить и на эктомикоризы сосны, поскольку мы не наблюдали гипертрофии ядер в инфицированных грибом клетках.

Следует отметить также, что клетки с арбускулами всегда бесцветны, тогда как участки мезодермы, имеющие лишь сеть Гартига, окрашены дубильными веществами в бурый цвет. Значит дубильные вещества разрушаются в инфицированных грибом клетках. Клетки ризодермы не инфицированы грибом и окрашены дубильными веществами в бурый цвет (рис. 3). Бургесф (Burgeff, 1956) полагает, что дубильные вещества в какой-то форме служат питанием для гриба.

За четкой с арбускулами ближе к основанию расположена четка с бурыми однородными клетками и клетками, заполненными зернистой массой или крупными пузырями, похожими на капли масла (рис. 2).

Сеть Гартига не прослеживается. Очевидно, ее гифы тоже подвергались лизису. Грибной чехол описываемой микоризы (подтип В_д по Доминику) в средней части сохраняется без изменения. Деструкция его (без ослизнения) происходит лишь на старой части микоризы.

4. Основание четковидной микоризы (стареющая часть), как правило, лишено грибного чехла. Первичная кора сохраняется, но в наружных ее клетках падает тургор, отчего поверхность микоризы становится слабоморщинистой. Клетки по всей толще коры интенсивно окрашены в бурый цвет.

Мелкоизвилистые микоризы (рис. 1:г). Причудливую мелкоизвилистую форму корневому окончанию придают беспорядочно расположенные бугры и ямки на его поверхности. Цвет извилистых микориз темно-коричневый до черного со свет-

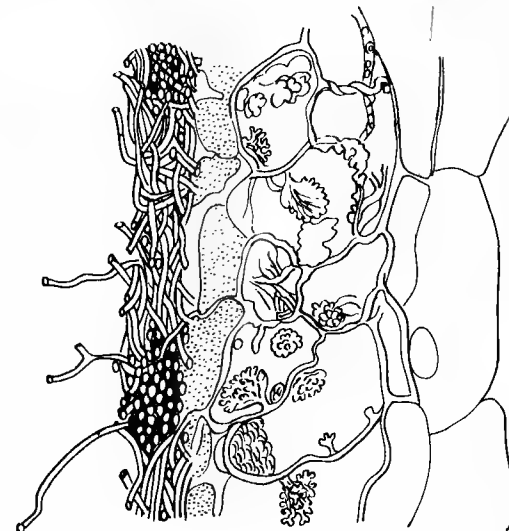


Рис. 3. Фрагмент продольного среза четковидной микоризы, изображенной на рис. 2. Грибной чехол Вг. Арбускулы в клетках мезодермы.

лой вершиной. Это обычно длинные (до 2 см) маловетвистые корневые окончания. Чехол из бесцветных или темноокрашенных гиф, плектенхиматического или псевдопаренхиматического сложения (подтипы Ba, Bg, B—F, Fg) гладкие или с отходящими в почву мягкими гифами.

А. Я. Орлов и С. П. Кошельков (1971) демонстрируют фотографию такого корешка как пример деформации корня под давлением песчинок. Действительно, данная форма обычно встречается в минеральных горизонтах и ее поверхность бывает сплошь покрыта приклеившимися песчинками, которые трудно отделить, не повредив корня. Однако в подзоле, сразу под подстилкой, давление песчинок невелико. Кроме того, рядом с извилистыми, т. е. в одних и тех же условиях, наблюдаются недеформированные микоризы: простые, коралловидные и др. Есть такая форма и в подстилке. Мы полагаем, образование мелкоизвилистой формы вызвано специфическими микоризообразующими грибами. Встречаются формы переходные к четковидной. В таком случае, возможно, имеет место двойная ассоциация, заражение двумя близкими неантагонистическими грибами.

При изучении анатомических препаратов данных микориз мы не обнаружили присутствия здесь двухслойных чехлов. В то же время на поверхности бесцветных чехлов среди отходящего в почву мицелия, а иногда и в наружном слое чехла, попадаются «чужие» темноокрашенные гифы. На микоризах же с чехлом из темноокрашенных гиф (подтипа Bg по Доминику) встречаются большие участки, пятна светлоокрашенного чехла (подтипы Ba и Ba—Fa по Селиванову). Пятнистые микоризы наблюдали Маркс и Фостер (Marks, Foster, 1967).

Подобно четковидным микоризам у мелкоизвилистых можно выделить молодую, среднюю и старую части. Как и у четковидных форм сеть Гартига несколько отстает от апикальной меристемы. В средней части межклеточный мицелий развит хорошо и распространяется по всей коре до эндодермы в виде тонких цепочек. Гифы сети Гартига бесцветны и очень тонкие, даже когда чехол состоит из темно-коричневых гиф диаметром 2,6 мк.

На старых участках извилистых микориз (как у четковидных) первичная кора и грибной чехол отмирают. Обычно при этом кора усыхает, но остается на корне, морщинистой коркой покрывая живые ткани центрального цилиндра. На поперечных срезах данных участков первичная кора выглядит темным зубчатым колесом, одетым на прозрачный стель.

В некоторых случаях происходит слущивание отмерших тканей. Тонкий прозрачный центральный цилиндр оголяется.

Верхушка микоризы с живой первичной корой и грибным чехлом при этом, как правило, сохраняется, но не всегда. Иногда на «голом» участке корня видны темные или черные кольца. Это остались на корне метакутизированные прослойки, которые образуются в зоне перестяжек четковидных микориз. По нашим наблюдениям, слущивание коры происходит у микориз с чехлом из темноцветных гиф. Такие чехлы с возрастом твердеют, подвергаясь склеротизации. Отмирающие ткани данных микориз не сморщиваются.

Существует еще один способ разрушения отмирающих тканей чехла и первичной коры. Бесцветный плектенхиматический чехол переходит в бесструктурное студенистое состояние (подтип B в подтип R по Селиванову). Побуревшие клетки коры теряют тургор, затем подвергаются мацерации и лизису. На рис. 4 изображен поперечный срез в зоне разрушающейся



Рис. 4. Поперечный срез в 3 мм от вершины четковидно-мелкоизвилистой черной гладкой микоризы из оподзоленного горизонта елово-соснового насаждения.

Первичная кора подвержена деструкции. Бесструктурный грибной чехол (подтип R). Гифы гриба в клетках эндодермы и центрального цилиндра.

таким образом коры. Видны отдельные потерявшие тургор коровые клетки и куски их оболочек в толще студнеобразного чехла.

Следует заметить, что оболочки клеток эндодермы на этом участке сильно утолщены. Поэтому вряд ли возможно усвоение продуктов распада чехла этим участком корня. Однако в дальнейшем следует остановить внимание на данной структуре. Применяя более тонкие методы фиксации, возможно, на ультраструктурном уровне все же удастся обнаружить пути поступления в корень продуктов лизиса.

Кроме того, описываемая структура интересна еще тем, что здесь мы наблюдали единственный случай инфекции грибом клеток эндодермы.

Многие считают, что темноокрашенные гладкие микоризы мало полезны для дерева или даже вредны (Melin, 1925; Рейнер, Нельсон-Джонс, 1949; Келли, 1952; Mikola, Laiho, 1962 и др.).

В то же время четковидные и мелкоизвилистые микоризы, по нашим наблюдениям, оказались самыми массовыми во всех исследованных местообитаниях сосны. Если бы эта группа микориз была неэффективной или вредной, сосна вряд ли могла образовать процветающие насаждения в экстремальных для других древесных пород условиях. Очевидно, у сосны выработался какой-то механизм, позволяющий ей получать выгоду от данных микориз.

Изогнутые микоризы (рис. 1:д). Всегда сильно утолщенные корневые окончания, изогнутые дугообразно, неправильной спиралью или иначе, длиной от 2 до 20 мм. Встречаются группами. Грибная инфекция распространяется и на молодую часть материнского корня. Микоризы обычно покрыты густой сетью отходящего от чехла мицелия, который собирается в рыхлые или более плотные ризоморфы. Такие микоризы выглядят пушистыми, курчавыми, лохматыми. Реже встречаются гладкие изогнутые. Цвет их радует глаз нежными и яркими красками. Атласно-белая, лимонно-желтая, яичная, бледно-лиловая, розоватая, светло-бурая — наиболее распространенные окраски изогнутых форм.

В литературе изогнутые формы отмечены для дуба (Красовская, 1952; Частухин, 1952). А. Е. Катенин (1972) нашел подобную форму на корнях *Betula tortuosa*, назвав ее гроздевидной, И. В. Красовская — белой микоризой с коленчатыми изгибами, В. Я. Частухин — белой курчавой дуго- или S-образно изогнутой.

Среди изогнутых микориз на корнях сосны встречаются ярко-желтая с обильным внешним мицелием и тяжами, обра-

зованная грибом *Corticium bicolor* Peck. Первоначально такая микориза была описана П. Миколой и О. Лайхо (Mikola, Laiho, 1962) на ели и названа ими типом «К».

Чехлы изогнутых микориз с отходящим мицелием плектенхиматические, более или менее рыхлые, тонкие, по сложению относятся к подтипу А (роды а—с), В (роды а—с) и С. Утолщение микоризы происходит за счет гипертрофированных в значительной степени клеток первичной коры.

Гладкие изогнутые микоризы имеют более плотные чехлы подтипа F (род Fa), т. е. псевдопаренхиматического сложения. Чехлы микориз с компактными ризоморфами могут иметь ближе к верхушке структуру подтипа В, дальше к основанию — подтипа F. Часто у таких микориз на одном срезе наблюдаются чехлы с чередованием структур В и F.

Сеть Гартига в зрелой части изогнутых микориз хорошо развита и охватывает всю толщу первичной коры. Внутриклеточной инфекции не наблюдается.

Клетки ризодермы под давлением разрастающихся клеток коры уплощаются в тангентальном направлении. Поэтому и на поперечном и на продольном срезах они выглядят вытянутыми. Цепочка их несколько раздвинута. На многих препаратах отчетливо прослеживается проникновение гиф чехла в ткани коры между клетками экзодермы.

Следует отметить, что у данной формы не происходит изменений в строме корня и грибного чехла на большом протяжении от вершины (до 4—6—8 мм). Клетки первичной коры долго остаются бесцветными, так как не происходит накопления дубильных веществ.

В стареющей части изогнутых микориз клетки коры буреют и теряют тургор. Мицелиальный чехол и сеть Гартига некоторое время еще сохраняются. Затем чехол исчезает. Клетки первичной коры сплющиваются, приобретают зернистую структуру. Случивания отмершей коры не происходит.

По мнению многих авторов микоризы с внешним мицелием и ризоморфами наиболее эффективны для дерева-хозяина, поскольку за счет гиф гриба происходит увеличение всасывающей поверхности корня. По данным Ф. Гебл у европейского кедра микоризы с мицелием (белые, розовые и желтые) накапливают фосфора в 2—3, калия в 1,5—2 раза больше, чем немикоризные короткие корешки.

Тот факт, что живая первичная кора и мицелиальный чехол сохраняются на большом протяжении корня, нам кажется, подтверждает мнение о высокой полезности для древесной породы микориз описываемого типа.

Вильчатые микоризы (рис. 1:б). Дихотомически разветвленные окончания, утолщенные, т. е. с гипертрофированными клетками коры, и неутолщенные, длиной от 0,5 до 3 мм, чаще гладкие, но могут быть опушены отходящим мицелием, ризоморфы очень редки. Цвет вильчатых микориз от светлого до бурого, иногда черный.

Вильчатые микоризы — характерная форма для рода *Pinus*, являются диагностическим признаком корневых мочек сосны. К. И. Еропкин (1975) отмечает такую форму у ели. Но у корней ели правильного дихотомического ветвления нет. Подобие «вилочек» может образоваться и при моноподиальном ветвлении.

Молодые вильчатые окончания еще не оформились в микоризу, т. е. как и молодые простые окончания они не имеют сети Гартига. Некоторые авторы отмечают воздействие гриба на корень дерева, приводящее к изменению формы корня, еще не будучи в тесном контакте с хозяином (Самцевич, 1955; Шемаханова, 1962; Рейнер, Нельсон-Джонс, 1949). Мы неоднократно наблюдали утолщение молодого корешка, гипертрофию его коровой паренхимы, а также начавшееся ветвление, когда гриб еще не проник между клетками корня и образовал лишь рыхлый чехол на его поверхности или редким паутинистым мицелием обволакивал корень. По характеру поверхностного мицелия мы иногда можем с уверенностью предположить, в какую микоризу разовьется данное молодое корневое окончание. Например, окрашенный светлый мицелий приводит к образованию изогнутых форм.

В подстилке иногда встречаются сильно утолщенные светлые или черные «вилочки» на буром тонком основании. Они образуются следующим образом: если молодые корешки по какой-либо причине не инфицировались грибом, то при остановке роста их экзодерма быстро пробковеет. Эта часть корня утрачивает способность превращаться в микоризу и не утолщается (если только в дальнейшем не превращается в проводящий корень, который утолщается за счет деятельности вторичной меристемы). Если же при возобновлении роста такого корешка происходит заражение соответствующим грибом, клетки первичной коры этого участка корня сильно увеличиваются в размер и корешок заметно расширяется. Утолщенная верхушка может раздвоиться в виде «вилочки». Так образуются «вилочки на ножке» и простые микоризы на «ножке», называемые булабовидными.

К. И. Еропкин (1975) относит вильчатые микоризы к переходным формам. Однако далеко не все вилочки способны трансформироваться в сложные формы. Закончившие развитие

бурые или темные вилочки обычно не возобновляют рост. Если же рост возобновляется, молодая часть микоризы, как правило, инфицируется новым грибом и образуется комбинированная форма. Лишь некоторые из молодых вилочек повторно дихотомически ветвятся, образуя молодую коралловидную форму. Таким образом, переходными можно назвать только молодые вильчатые (как и молодые простые) формы. При этом вильчатую фазу развития имеет лишь одна из сложных форм — коралловидная. Клубневидный тип, по нашим наблюдениям, развивается иначе (см. ниже).

Коралловидные микоризы (рис. 1:в). Образуются при многократном дихотомическом ветвлении (дважды, трижды и т. д. вильчатые формы). Встречаются плотные, рыхлые коралловидные и кистевидные микоризы. Плотные коралловидные образуются из укороченных вилочек. Такие микоризы часто встречаются в иллювиальном горизонте, а также на торфянистой почве, где они образуют очень плотные шаровидные формы. Коровая паренхима этих микориз негипертрофирована. Обычный их цвет темно-бурый до черного. Чехол гладкий, без отходящего мицелия. Среди рыхлых коралловидных форм можно выделить микоризы с сильно увеличенными клетками коры, в которых не образуются дубильные вещества. Такие микоризы выглядят прозрачными, сквозь ткани чехла и коры просвечивает центральный стель цилиндра. Мицелиальный чехол бесцветный, плотный, гладкий, псевдопаренхиматического сложения (подтип Fa по Доминику). Цвет микориз бледный, желтоватосероватый или желтовато-зеленоватый. Развиваются довольно крупные образования длиной около 1 см, иногда в виде полусферы, а в елово-сосновом травяном типе леса сферические разрастания диаметром до 2 см встречаются в верхнем, гумусовом горизонте, предпочитают места с высокой степенью разложения подстилки.

Другая разновидность рыхлых коралловидных микориз приурочена, наоборот, к полуразложившимся древесным остаткам. Располагаясь между чешуйками разлагающейся древесной коры, вилочки такой микоризы развиваются в одной плоскости. Цвет данных микориз всегда бурый, с более светлой верхушкой в период роста. Грибной чехол бесцветный, гладкий, иногда наблюдаются ризоморфы. На срезе чехол может быть плектенхиматическим или псевдопаренхиматическим (подтипы В, С, В — F, F).

Кистевидная форма образуется из сильно удлиненных вилочек, прижатых друг к другу. Если вышеописанные коралловидные микоризы разрастаются вширь, то кистевидная — узким

пучком в длину. Такая форма часто встречается на болоте и иногда в разлагающейся древесине. Цвет кистевидных микориз на болоте — темно-коричневый, в разлагающейся древесине — темно-бурый. Поверхность микоризы гладкая, отходящих гиф или ризоморф не наблюдалось. На старых микоризах чехол сохраняется лишь на вершине. Кора долго (на большом протяжении корня) сохраняется живой, но клетки ее накапливают большое количество дубильных веществ.

Клубневидные микоризы (рис. 1:ж). Образуются в результате многократного дихотомического ветвления и, подобно плотным коралловидным микоризам, состоят из большого числа укороченных компактно упакованных вилок. В отличие от коралловидных клубеньковые микоризы, помимо индивидуально для каждой вилочки грибного чехла, имеют еще общий. Характерно, что оба слоя чехла образованы одним грибом, бесцветны и имеют одинаковую структуру на микроскопических срезах. Т. Доминик относит данную микоризу к подтипу «J», в котором описан единственный род — «Ja». Значит, чехол клубеньковых микориз образован всегда бесцветными гифами. Э. Мелли (Melin, 1925) выделяет такую форму в тип «C» и высказывает предположение, что вызывают образование клубеньков грибы из рода *Boletus*.

Мы неоднократно находили целую серию клубеньковых микориз на одном проводящем корешке и имели возможность проследить развитие микориз данной формы. Простое молодое окончание, расположенное недалеко от сосуще-ростовой верхушки проводящего корня, оказывается окутанным толстым слоем густого паутинистого мицелия. Чуть дальше от верхушки расположено подобное молодое окончание, приступившее к дихотомическому ветвлению. При этом на апексе корня появляются сразу четыре бугорка, из которых развиваются две вилок — короткие и толстые, что бывает видно на следующем по ходу проводящего корня окончании. На тотальных препаратах более удаленных окончаний уже невозможно даже с помощью МБС-2 разглядеть процесс ветвления, так как мицелиальное облако настолько уплотнилось, что потеряло прозрачность. При дальнейшем развитии происходит увеличение размеров клубенька до 1—5 мм в поперечнике. Поверхность микоризы некоторое время (возможно весь первый сезон) остается мягкой, войлочной. Общий чехол при механическом повреждении может отслаиваться. Цвет таких микориз грязно-белый или сероватый, поверхность выглядит мохнатой из-за отходящих в почву многочисленных тонких гиф. В дальнейшем чехол уплотняется вплоть до склеротизации. Старые клубеньковые

микоризы твердые как орешки. Отходящий мицелий с возрастом микоризы собирается в рыхлые жгуты. У затвердевших клубеньков наблюдаются единичные ризоморфы или поверхность гладкая и не имеет коммуникационных гиф или ризоморф. Такие клубеньки отмирают и легко осыпаются при извлечении корешка из почвы.

Таким образом, по нашим наблюдениям, развитие клубеньковой микоризы от простой до сложной формы происходит под покровом общего мицелиального чехла. Клубеньковую форму нельзя рассматривать как следующую стадию после коралловидной. Плотные коралловидные микоризы никогда не превращаются в клубеньки. Очевидно, в их образовании участвуют разные грибы.

Среди клубеньковых микориз бывают сидячие формы или клубеньки на ножках, которые образуются на немикоризных простых окончаниях, подобно булавовидным или вилоккам на ножках. Иногда клубеньковые микоризы развиваются на верхушках старых четковидных или извилистых микориз. В этом случае имеем дело с сукцессией микоризных ассоциаций.

Таким образом, нами описаны некоторые основные типичные формы корневых окончаний сосны. Изложенный материал следует рассматривать как предварительные данные по изучению природных микориз. Поскольку разница во внешних очертаниях их не всегда отчетлива, отнесение некоторых микориз к той или иной форме бывает затруднительно. Существует множество переходных форм, таких как четковидные вилокки, четковидные плоские коралловидные, мелкоизвилистые со слабо выраженными четками и др.

Этот факт тем не менее не противоречит нашим убеждениям в стабильности формы и цвета зрелых микориз и в определяющем влиянии на эти показатели грибного партнера. Во-первых, при изучении анатомии переходных структур мы часто обнаруживали двойную инфекцию. Причем грибной чехол таких микориз далеко не всегда двойной. В чехле бывают вкрапления «чужих» гиф («мозаичный» чехол). В некоторых случаях чужие гифы пробираются сквозь чехол и внедряются в клетки мезодермы, образуя там иногда везикулы или хламидоспороподобные тельца. Во-вторых, наше подразделение форм недостаточно детально, и почти все выделенные типы и разновидности сборные.

В дальнейшем следует более детализировать классификацию коралловидных, четковидных, вилокчатых и других форм. На сборный характер, очевидно, указывают разнообразие чехлов и широкая экологическая амплитуда. Идя по этому пути,

можно найти морфологические признаки (симптомы), указывающие на заражение корня определенным видом гриба. Проведение таких исследований весьма актуально.

Недостаточность знаний для естественной классификации микориз тормозит изучение физиологии корневого питания древесных пород. Не случайно процесс поступления и транспорта веществ изучался только на безмикоризных, несущих корневые волоски, корневых окончаниях (Данилова, 1974). В природе же почти все корневые окончания являются микоризами.

В физиологических исследованиях перспективно использовать только «чистые» микоризы, т. е. однотипные, образованные одним видом гриба. На первых порах можно порекомендовать такие легко распознаваемые микоризы сосны обыкновенной: изогнутые одноименной окраски, например, *Corticium* — тип, *Sepososium* — тип, коралловидные, рыхлые, сферические, шаровидные с просвечивающей корой. Перечисленные типы микориз удобны еще и тем, что на большом протяжении по длине сохраняют первичное строение коры и нет большой разницы между зонами развития.

Псевдомикоризы. Псевдомикоризами Мелиным (1925) названы «ложные микоризы», которые развиваются в случае заражения корешков паразитическим грибом. По описанию Мелина псевдомикоризные корешки тоньше и темнее (обычно черные), мало ветвятся по сравнению с истинными микоризами. Грибной чехол у псевдомикориз слабо развит или совсем отсутствует, сеть Гартига не образуется. Интрацеллюлярные гифы наблюдаются в клетках эндодермы, центрального цилиндра и даже меристемы корня. Признаков пересваривания нет. Келли (1952) считает, что в псевдомикоризы превращается большинство коротких немикоризных корней сосны. По мнению Харли (1963), псевдомикоризы образуют некоторые грибы, обычно встречающиеся на поверхности корней, но не способные конкурировать с микоризными грибами. Другие исследователи наблюдали образование псевдомикориз в результате поселения паразитических грибов на настоящих микоризах. Рейнер и Нельсон-Джонс (1949) высказывают мнение, что псевдомикоризы образуются из нормальных микориз в результате неблагоприятных условий и перехода микоризного гриба к паразитизму.

Под термином «псевдомикориза» принято понимать в первую очередь физиологический процесс паразитирования гриба на высшем растении. Доминик (1963 б) напоминает, что понятие «микориза» изначально морфологическое и обозначает орган. В этом смысле псевдомикориза попадает в рамки понятия

микориза. Он считает, что нельзя за псевдомикоризу принимать микоризу, гриб которой паразитирует на высшем растении. Хотя в разработанной им классификации он оставляет термин «псевдомикориза» в прежнем смысле.

К настоящему времени понятие псевдомикориза подверглось различным толкованиям. Например, псевдомикоризы ели, описанные Миколой и Лайхо (Micola, Laiho, 1962), представлены разнородной группой. По признанию автора, только часть из них является истинными псевдомикоризами. Это — короткие корни без чехла или сети Гартига и с внутриклеточными гифами в коре. Сюда же включены «старые А-микоризы» с живым центральным цилиндром и некоторыми остатками сети Гартига, а также короткие корни с живой корой и сетью Гартига, но без чехла. Такие короткие корни тонкие, так как клетки коры не гипертрофированы. По данным этих авторов, все мелкоизвилистые микоризы сосны и частично четковидные формы следует причислить к псевдомикоризам.

Уточняя представления о псевдомикоризах, И. А. Селиванов (1973) подчеркивает выдвинутые Мелиным два основных критерия в их оценке: в псевдомикоризах гифы гриба проникают не только в кору корня, но и в центральный цилиндр и даже в меристему и в псевдомикоризах отсутствуют признаки лизиса гриба.

Поскольку паразитические гифы в тканях центрального цилиндра немногочисленны и при грубой фиксации трудно различимы на анатомических препаратах, можно ли относить к псевдомикоризам корневые окончания только на основании второго признака?

При определении псевдомикориз следует учитывать ярко выраженную зональность в строении четковидных и мелкоизвилистых микориз. На отдельных участках таких корней может быть интрацеллюлярный мицелий без явных признаков лизиса, тогда как разрушающиеся гифы наблюдаются в другом, расположенном ближе к основанию, участке корня. Можно встретить и такие окончания, которые еще не достигли в своем развитии фазы разрушения внутриклеточного гриба. Следовательно, для псевдомикориз первый признак — проникновение гиф в центральный цилиндр — является обязательным (и определяющим).

Таким образом, ни четковидные, ни мелкоизвилистые формы не относятся к псевдомикоризам. Очевидно, резонно говорить лишь о зонах псевдомикоризоподобного строения.

Возраст микориз. Противоречия во взглядах на продолжительность жизни микориз существуют со времен Франка и не разрешены по сей день.

Франк (по Еленину, 1907) считал, что микоризы существуют в течение нескольких лет. В работах Л. А. Иванова (1916), Н. В. Лобанова (1971) указывается на возможность существования сосущих корешков в течение нескольких вегетационных периодов, на способность микориз возобновлять рост. Р. К. Салаяев (1958, 1959, 1964), А. Я. Орлов и С. П. Кошельков (1971) наблюдениями в природе, а К. И. Еропкин (1975) вегетационными опытами убедительно доказывают, что микоризы — многолетние образования, живут до 4—8 лет.

По мнению Рейнер и Нельсон-Джонс (1949), эктотрофные микоризы — однолетние образования, возобновление их роста авторы наблюдали в исключительных случаях. По данным И. Н. Рахтеенко и Л. А. Крот (1965), В. Е. Волчкова (1965) сроки функционирования эктомикориз измеряются месяцами, неделями и даже днями, т. е. за вегетационный период происходит несколько смен микориз. Они считают, что потерявшие прозрачность корневые окончания не способны к всасыванию, и дерево сбрасывает такие окончания, подобно листьям осенью. Только «микоризопад» происходит чаще.

Объясняется такая крайность в суждениях по данному вопросу, на наш взгляд, двумя основными причинами: одни исследователи наблюдения проводят в естественных условиях, в природе, другие ограничиваются вегетационными и лабораторными опытами на сеянцах; различен подход к вопросу. Одни исследователи за продолжительность жизни микоризы берут время от зарождения сосущего корешка до полной его гибели, другие акцентируют внимание на функциональной стороне.

Как уже отмечалось нами ранее, механизм поглощения веществ микоризой не изучен. Пока еще не существует достоверных критериев оценки интенсивности поглощения веществ той или иной микоризой. Имеются лишь некоторые косвенные данные, указывающие на большую вариабельность в физиологии различных типов микориз. Существует мнение, что побурение клеток коры, связанное с накоплением в них продуктов окисления дубильных веществ, не препятствует всасывающей функции, поскольку при этом не наблюдается опробковения клеток экзодермы, а в эндодерме имеются многочисленные тонкостенные пропускные клетки. При старении микориз первичная кора, начиная от основания, сморщивается, отмирает. Поперечные срезы этого участка корня выглядят зубчатыми, ребристыми. Однако в эндодерме при этом остаются отдельные неопробковевшие клетки. Высказываются предположения о возможности пассивного поглощения веществ корневыми окончаниями с отмершей первичной корой (Лобанов, 1971; Згуровская, 1958).

Возможно, следует отдельно говорить о продолжительности индивидуальной жизни микориз и о сроках функционирования отдельных ее участков.

Если о длительности активного состояния микориз мы не имеем возможности говорить с достаточной определенностью, то продолжительность жизни микоризы можно определить достоверно. Предварительно стоит оговорить, что принимается за микоризу, поскольку и по этому вопросу имеются разночтения. Мы, следуя Н. М. Шемахановой (1962), Н. В. Лобанову (1971) и др., за микоризу принимаем корневые ответвления последнего порядка, которые в свою очередь под влиянием грибной инфекции могут быть разветвлены. Например, коралловидная микориза рассматривается как единое целое. Другие исследователи учитывают отдельные ответвления в самой микоризе, коралловидные формы расчленяют на отдельные вилочки. Естественно, данные о возрасте микориз будут существенно отличаться при использовании разных методов их учета.

По нашим наблюдениям, в норме жизненный цикл любого из выделенных нами типов микориз не завершается в течение одного вегетационного периода, т. е. все микоризы — многолетние образования.

Определение возраста микориз в нашу задачу не входило, но в качестве предварительных замечаний следует отметить, что дольше живут микоризы, способные возобновлять свой рост. Мы наблюдали возобновление роста почти у всех выделенных нами групп микориз. Исключение составляют клубеньковые и, вероятно, плотные коралловидные темные микоризы. Возобновление роста, как правило, не сопровождается разрывом мичелиального чехла. Прорывается грибной чехол только у черных микориз, образованных грибом *Seposomyces graminis*, причем такое явление замечено лишь при весеннем максимуме роста микориз.

Что касается всасывающей активности микориз, мы склоняемся к тому мнению, что к поглощению веществ способен участок микоризы с живой первичной корой (молодая и средняя части микоризы). Стареющая зона частично или полностью утрачивает эту способность.

Наблюдались рыхлые коралловидные сильно разросшиеся, т. е. уже не молодые микоризы, которые в июле имели хорошо заметный прирост текущего года и одновременно сохраняли полупрозрачное тургоресцентное состояние участка предыдущего прироста, без сомнения образованного в минувший вегетационный сезон. Очевидно, определенные участки микоризы могут находиться в деятельном состоянии еще дольше.

Корневые волоски. Литературные данные о наличии корневых волосков у сосны немногочисленны и приводятся обычно для сеянцев. В частности, в работе В. И. Шубина и Л. В. Попова (1959) отмечается увеличение длины корней, несущих корневые волоски в опыте с перемешиванием подстилки с минеральным горизонтом на глубину 15—20 см. В опыте с удалением верхней слаборазложившейся подстилки на сеянцах часто совершенно нет корневых волосков.

В обследованных естественных насаждениях корневые волоски у сосны встречаются крайне редко. Из всех учтенных корешков за вегетационный период 1975 г. (всего 72 м корней предпоследнего порядка) с корневыми волосками оказалось лишь три простых окончания. Все они были на одной корневой мочке из подстилки сосняка лишайникового в пробе от 2 июля. Кроме того, при визуальном обследовании сосущих корней сосны из различных мест произрастания (вне учетных проб) дополнительно найдено небольшое количество корешков, несущих корневые волоски.

Все корневые волоски были в недейтельном состоянии и представляли собой бурые сплюснутые образования. Расположены они в основании удлинённых простых окончаний или, что наблюдается чаще, в 1—2—4 см от вершины сосуще-ростовых или ростовых медленного роста корневых окончаний. Видоизмененные корневые волоски сохраняются довольно долго и иногда наблюдаются на корне предпоследнего порядка. Длина участка, несущего корневые волоски, обычно не превышает 1 см. Следует отметить также, что на участке с корневыми волосками мы не наблюдали развитие мицелиального чехла, хотя такой факт для дуба отмечен И. В. Красовской (1952), О. М. Трубецковой и О. Б. Михалевской (1955).

Деятельными корневые волоски, очевидно, бывают лишь в июне, в период интенсивного роста корней в начале вегетационного периода. Мы же проводили наблюдения в конце мая — начале июня, когда корни только трогаются в рост. В июле встречались лишь деформированные волоски.

Таким образом, корневые волоски у сосны, произрастающей в естественных условиях, не играют существенной роли в обеспечении ее водой и элементами питания.

Выводы

1. Анализ литературных данных свидетельствует о большом морфологическом и физиологическом разнообразии микориз у микотрофных древесных пород. Слабая разработанность

принципов классификации микориз является одной из причин существующих противоречий в оценке полезности микотрофии. Это относится и к изучению микориз сосны.

2. Форма и цвет микориз, присутствие или отсутствие и характер отходящего мицелия или ризоморф в природных условиях достаточно стабильны и могут служить ценными диагностическими признаками микориз. Использование таких признаков позволило систематизировать встретившиеся микоризы сосны в следующие 7 групп: простые, четковидные, мелкоизвилистые, изогнутые, вильчатые, коралловидные и клубневидные.

3. Предложенную нами морфологическую классификацию эктомикориз сосны возможно и необходимо детализировать. Следует привлечь такие макроскопические свойства, как цвет и характер поверхности микориз. По нашим данным, которые согласуются с выводами В. Г. Логиновой и К. И. Еропкина, строгого соответствия подтипа грибоного чехла с формой микоризы у сосны не наблюдается. Не исключено, что такое соответствие может обнаружиться, когда будет разработана детальная классификация эктомикориз на основе комплекса макроскопических признаков.

4. В микоризах сосны мы не наблюдали изменения цвета инфицирующего корень гриба, если только не происходит замещения одного микоризного гриба другим, как это имеет место в комбинированных микоризах. Потемнение микоризы с возрастом, на что указывают многие авторы, связано с накоплением дубильных веществ в клетках первичной коры корня. Интенсивность окрашивания дубильными веществами возрастает лишь в молодых микоризах. Для зрелых микориз этот показатель также вполне стабилен.

5. На примере четковидных форм рассматривается зональность в стрессии микориз: молодая часть (зона меристемы и дифференцирующихся тканей) зрелая и стареющая (зона отмирания первичной коры). Такую зональность можно наблюдать у всех групп микориз, кроме клубневидных.

6. Нами не отмечено зависимости механизма образования вздутий и перетяжек на четковидных микоризах от колебания влажности почвы. Возможно, импульсный характер роста четковидных микориз связан со специфическим воздействием на корень внедрившегося гриба.

7. В четковидных и извилистых микоризах обнаружена внутриклеточная инфекция в виде отдельных гиф или арбускул. В клетках с разрушающимся грибом не наблюдается гипертро-

фии ядер. Очевидно, в данном случае происходит автолиз, а не фагоцитоз.

8. Обильное развитие интрацеллюлярной инфекции, которое мы наблюдали в четковидных микоризах, вероятно, не связано с ослаблением корешка в результате старения. Наоборот, данный участок микоризы выглядит здоровым и жизнеспособным, т. е. клетки коры в состоянии тургора, опробковение не наблюдается. Эту часть микоризы наряду с зоной развития ссти Гартига следует относить к фазе зрелости.

9. Развитие внутриклеточной инфекции в начале заражения, т. е. на молодых микоризах нами не наблюдалось. Отмеченный Мелиным факт повышенной вирулентности микоризообразующего гриба (либо пониженной сопротивляемости растения-хозяина) для начальных этапов развития микоризы, очевидно, имеет место лишь на сеянцах в питомниках или в условиях вегетационного опыта и, возможно, в посадках на нелесных площадках, где взаимоотношения между деревом и грибом не сбалансированы, или, что более вероятно, где нет благоприятных для дерева грибов — микоризообразователей.

10. Отмеченные в литературе факты морфологических изменений микориз при изменении экологических условий связаны со сменой форм микориз, но не с изменением отдельной конкретной микоризы. В природе при достаточно резком и значительном изменении экологических условий происходит отмирание форм, для которых новые условия неподходящи. Возможно, замещение одного гриба другим и образование комбинированной микоризы также говорит о каком-то смещении эдафических условий микросреды.

11. Массовое отмирание микориз ни осенью, ни в какой-либо другой период года нами не наблюдалось. Отмирание старых микориз и замена их молодыми в системе сосущего аппарата сосны происходит постепенно. В норме каждая из описанных форм микориз живет и функционирует более года.

12. В спелых насаждениях у сосны практически все корешки последнего порядка, кроме ротовых, являются микоризными. Корневые волоски встречаются исключительно редко. Следовательно, почвенное питание сосны осуществляется через микоризы.

Л. А. Семенова

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИКОРИЗ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭДАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ШИРОТЫ

Приспособления сосны к росту в различных экологических условиях могут выражаться в характере и количестве сосущих окончаний. Очевидно, изучение особенностей и численности микориз в разных лесорастительных условиях позволит лучше понять механизм приспособления. Сведения по этому вопросу разрознены и часто противоречивы.

На зависимость формы микориз от эдафических условий указывают А. К. Эглите (1956), Н. М. Шемаханова (1962), В. Ф. Рий (1970) и др.

В. И. Шубин (1968, 1972), Е. Melin (1925), Л. В. Дементьева и А. Б. Смоляницкая (1969) отмечают существование различий в форме и количестве микориз сосны в условиях верхового сфагнового болота и в сосняке кустарничково-сфагновом.

З. Ф. Сычева (1952, 1964) исследовала подрост сосны обыкновенной, произрастающей на скалах, перемытых приозерных песках, на сфагновом болоте и в сосняке зеленомошном, и отметила ряд особенностей в строении микориз в связи с различиями в экологических условиях. В частности, она делает вывод, что с уменьшением в почве доступных питательных веществ и воды у сосны наблюдается более сильное ветвление корневых окончаний, увеличение толщины грибного чехла и усиление внутриклеточной инфекции.

По данным К. И. Еропкина (1975), наибольшее количество форм зарегистрировано на слабодерновой сильноподзолистой почве, бедной питательными веществами, но легкого механического состава. Чем беднее почва, тем больше в ней встречается самых разнообразных форм микориз. Уменьшение количества форм на разных типах почвы происходит за счет исчезновения сложных форм. Этот вывод согласуется с данными З. Ф. Сычевой.

Однако А. Я. Трибунская (1959), изучая зависимость степени микотрофности подроста сосны от почвенных условий, обнаружила, что в особо неблагоприятных условиях (щелочные, каменистые и торфянистые почвы) разнообразие микориз выражено незначительно. Преобладание на бедных почвах гладких микориз без чехла отмечают финские ученые П. Микола и О. Лайхо (Micola, Laiho, 1962). По их данным для лучших

почв характерны толстые, светлые молодые микоризы типа А. В то же время они не обнаружили значительной разницы по числу, структуре и вертикальному распределению микориз между различными участками ельников и сосняков.

При освещении вопроса распространения корней по профилю почвы многие авторы ограничиваются констатацией факта резкого уменьшения общего количества микориз с возрастанием глубины (Згуровская, 1960; Орлов, Кошельков, 1971; Mejsstrik, 1971 и др.). По данным Л. Н. Згуровской (1960), у дуба, сосны, клена в условиях засушливой степи, уменьшение количества сосущих корешков на единицу длины проводящего корня на большой глубине (1—2 м) связано с понижением температуры, а также ухудшением аэрации.

О географическом распространении микориз отдельных древесных пород в литературе имеются многочисленные и на редкость единодушные высказывания: географическая широта не влияет сколь-нибудь существенно на микоризный спектр древесной породы (Лобанов, 1971; Селиванов, 1973; Еропкин, 1975; Келли, 1952; Mejsstrik, 1971). Гебл (Göbl, 1967) полагает, что высота местности также не оказывает влияния на формирование микоризы: одинаковые клубневидные микоризы найдены на высоте 2400 м и в долине. В то же время автор подчеркивает тот факт, что на границах ареала микоризообразующие грибы имеют мозаичное распространение.

В опытах Лундеберга (Lundeborg, 1968) семена сосны из северного происхождения несколько отставали в формировании микориз по сравнению с сеянцами из семян, собранных в южной Швеции. Эти данные наводят на мысль, что возможно существуют некоторые исторически сложившиеся и генетически закрепленные особенности в микоризообразовании на севере и юге. Автор обращает внимание на адаптацию между деревьями и микоризообразующими грибами одной и той же области и советует при работе с чистой культурой для образования обильной микоризы брать гриб и дерево из одного и того же местообитания.

Весьма важно следующее высказывание М. Рейнер: «Правильное диагностирование и истолкование отличий в строении микориз и установление, если это возможно, связи этих отличий с определенными почвенными условиями, представляют большой практический интерес» (Рейнер, Нельсон-Джонс, 1949, с. 41). Неоднократно высказывалось предположение о существовании таких видов микориз, которые могут служить индикатором плодородия лесной почвы, пригодности ее для выращивания определенной древесной породы, но достоверных данных

на этот счет пока нет. Вопрос о связи различных микориз с определенными эдафическими условиями остается злободневным.

Недостаточность знаний по экологии микориз сосны обыкновенной особенно в таежной зоне побудили нас провести исследования с целью выяснения следующих вопросов: а) насколько разнообразны микоризы сосны в спелых древостоях различных типов леса; б) как влияют на микоризный спектр эдафические условия и географическая широта.

Исследования выполнены в 1975—1976 гг., методика отбора образцов и исследования корней сосны описана на с. 107 данного сборника.

Для изучения разнообразия микориз, встречающихся у сосны обыкновенной в природе, нам были выбраны участки со спелым или приспевающим древостоем. В данной статье рассматриваются три типа леса, располагающиеся в психрофильно-пустошном ряду А системы эколого-фитоценологических рядов В. Н. Сукачева.

Сосняк лишайниковый: состав древостоя 10 С, класс возраста IV, средний диаметр ствола 13,2 см, средняя высота — 10 м, бонитет V, число растущих стволов на 1 га 1425 шт., сухих — 75. Подрост представлен сосной в возрасте до 10 лет высотой до 1,5 м. Подлесок отсутствует. В кустарничковом ярусе встречается брусника и вереск. Сплошной лишайниковый покров образован куртинами трех видов кладонии и цетрарии исландской.

Аналогичные участки сосняков лишайниковых были подобраны в Вологодской и Мурманской областях. Отличие исследованного сосняка близ Кандалакши в том, что лишайниковый покров изрежен, нередко бокальчатые формы. Подзолистый горизонт почвы розоватого оттенка, встречаются угли. Лишайниковый бор в Вологодской области имел сплошной покров из кустистых лишайников. Кустарничковый ярус не развит.

Таким образом, наблюдениями были охвачены сосняки лишайниковые в северной, средней и южной подзонах тайги.

Сосняк брусничный: состав древостоя 10С+Б, IV класс возраста, средний диаметр ствола 16 см (максимальный — 30), средняя высота 15 м, бонитет IV—V, число растущих стволов на 1 га 975 шт., сухих — 75. Возобновление представлено осинной и единично березой пушистой и елью. Подлесок состоит из рябины и можжевельника. В кустарничковом ярусе преобладает брусника, довольно обильна черника, единично встречается вереск. Травяной покров редкий, состоит из майника двулистного, костяники, седмичника, марьяника лесного, ландыша, иван-чая. Моховой покров сплошной.

Елово-сосновый травяной: состав древостоя 7—8Е2—3С+Б, класс возраста сосны V—VI, ели — III, средний диаметр ствола сосны 22 см (максимальный — 32), ели — 10 см, средняя высота сосны 20 м, ели — 12—15, бонитет III—IV, число растущих стволов сосны на 1 га 575 шт. В подросте преобладает осина, встречается ель и береза пушистая; травяно-кустарничковый ярус редкий, но довольно равномерный. Кустарнички дафна, черника и брусника незначительны по обилию. Среди травянистых растений преобладают ландыш, грушанка круглолистная, костяника, майник, герань лесная, реже встречается сочивник, кислица, земляника, папоротник мужской. Моховой покров не развит. Имеются отдельные пятна зеленых мхов, приуроченные к сильно разложившимся древесным остаткам.

Образцы почвы для агрохимического анализа на участках в среднетаежной подзоне отобраны в сентябре 1974 г. Анализ произведен в лаборатории почвоведения Института леса Карельского филиала АН СССР.

В условиях среднетаежной зоны максимум накопления в почве подвижных форм азота (главным образом аммиачных), так же как и других усвояемых элементов питания, приходится на осень (Куликова, Морозова, 1974). К этому времени активность корней затухает, а почвенные бактерии и грибы еще продолжают минерализовать лесную подстилку (Ершов, 1966).

В хвойных лесах сезонные изменения содержания подвижных элементов питания в почве, очевидно, не столь резкие, как в насаждениях из лиственных пород, поскольку опад у хвойных происходит постепенно. Сроки включения опада в почвообразовательные процессы зависят от гидротермического режима. Осень 1974 г. была теплой и влажной. Поэтому к моменту взятия почвенных образцов разложение подстилки протекало весьма активно. Однако параллельно с этим нами отмечена и активизация деятельности сосущих корней, перехватывающих высвобожденные элементы питания. В связи с этим, очевидно, не произошло существенного накопления питательных веществ в почве и полученные данные по агрохимической характеристике почв исследованных участков близки к среднегодовому уровню содержания элементов (табл. 1).

Пользуясь методикой вычисления координат, разработанной В. Д. Лопатыным и В. А. Зайковой (1972), мы уточнили положение исследуемых участков в системе В. Н. Сукачева.

Сосняк лишайниковый занимает крайнее верхнее положение в ряду А, т. е. характеризуется бедностью почв и недостаточным увлажнением (табл. 2). Выбранный нами участок сосняка брусничного, наоборот, несколько богаче типичных брусничников.

Таблица 1

Характеристика почв стационарных участков леса (средняя подзона тайги)

Тип леса	Название почвы	Горизонт, мощность в см	рН солевой вытяжки	С	Н общ.	NH ₄ обмен	P ₂ O ₅	K ₂ O
				%		в мг на 100 г абс. сух. почвы		
С. лишайниковый	Маломощный песчаный иллювиально-железистый подзол	A ₀ 1—2	2,91	41,77	0,78	42,5	8,18	23,9
		A ₂ 3—7	3,35	0,2	Нет	3,08	0,375	0,2
		B ₁ 15—18	4,65	0,42	0,017	3,72	17,7	0,61
С. брусничный	Песчаный иллювиально-железистый подзол (подзол отчетливо выражен очагами)	A ₀ A ₁ 2,5—3	3,35	38,8	1,15	68,3	11,3	20,8
		A ₂ 0—2	3,52	11,5	0,04	3,7	20,3	3,11
		B ₁ 10—13	4,33	0,78	0,028	2,5	13,8	1,05
		B ₂ 10	4,7	0,22	0,006	1,35	72,5	0,3
Елово-сосново-травяной	Иллювиальный гумусово-железистый подзол	A ₀ A ₁ 5—7	4,2	48,5	1,18	55,5	11,4	39,0
		A ₁ A ₂ 15—20	4,4	1,36	0,06	6,32	2,6	2,75
		B ₁ 10—12	5,22	1,0	0,02	4,99	6,43	1,8

Положение его смещено к центру. Елово-сосновый травяной тип расположен почти в центре системы эколого-фитоценологических рядов, лишь слегка уклонившись в эвтрофном направлении. Данные почвенных анализов согласуются с геоботанической характеристикой участков леса.

В исследованных типах леса микоризный спектр сосны обыкновенной однороден, т. е. найдены все выделенные нами формы микориз. Количественное распределение форм микориз несколько отличается в зависимости от условий произрастания сосны.

Колебания в содержании основных элементов питания между

Таблица 2

Координаты исследованных типов леса среднетаежной зоны в системе эколого-фитоценологических рядов

Тип леса	Координаты	
	х	у
С. лишайниковый	—0,2	+97,9
С. брусничный	+0,1	+5,6
Елово-сосновый травяной	+4,4	+0,6

отдельными типами леса в одноименных горизонтах менее резкие, нежели изменения в химическом составе почв по генетическим горизонтам каждого из исследованных типов леса. В то же время наблюдается большое сходство качественного состава и количественного соотношения микориз в одноименных горизонтах всех исследованных типов леса (рис. 1—4).

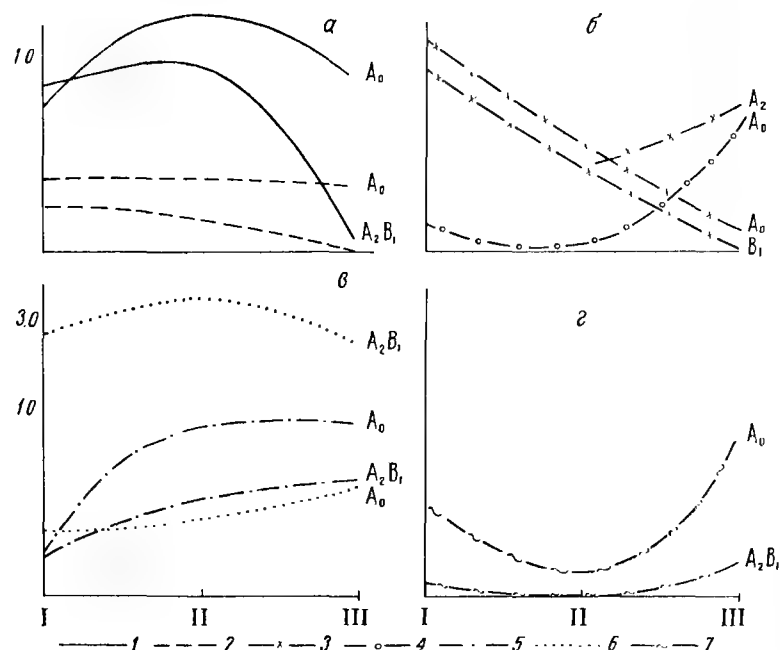


Рис. 1. Изменение частоты встречаемости микориз различных форм в психрофильно-пустошном ряду лесов (количество микориз на 10 см корня, по данным 1975 г.)

1 — простые микоризы; 2 — вильчатые; 3 — коралловидные; 4 — клубневидные; 5 — четковидные; 6 — извилистые; 7 — изогнутые. I — елово-сосновый травяной тип, II — сосняк брусничный, III — С. лишайниковый.

В верхнем органогенном горизонте встречаются все выделенные нами формы, т. е. здесь наблюдается самый широкий микоризный спектр. Некоторые формы, такие как изогнутые и клубеньковые, характерны только для подстилки, и в минеральных горизонтах они встречаются в исключительных случаях. Как правило, в верхнем горизонте преобладают простые и вильчатые, в основном молодые, формы. Так, в сосняке лишайниковом 25,8% простых микориз, в брусничном — 33,3 (табл. 3). В под-

стилке елово-соснового травяного типа преобладают коралло-видные микоризы (30,2%). Однако следует отметить, что вследствие методических трудностей в диагностике корневых окончаний сосны в насаждениях в смеси с елью, возможно, количество коралловидных и вильчатых форм оказалось завышен-

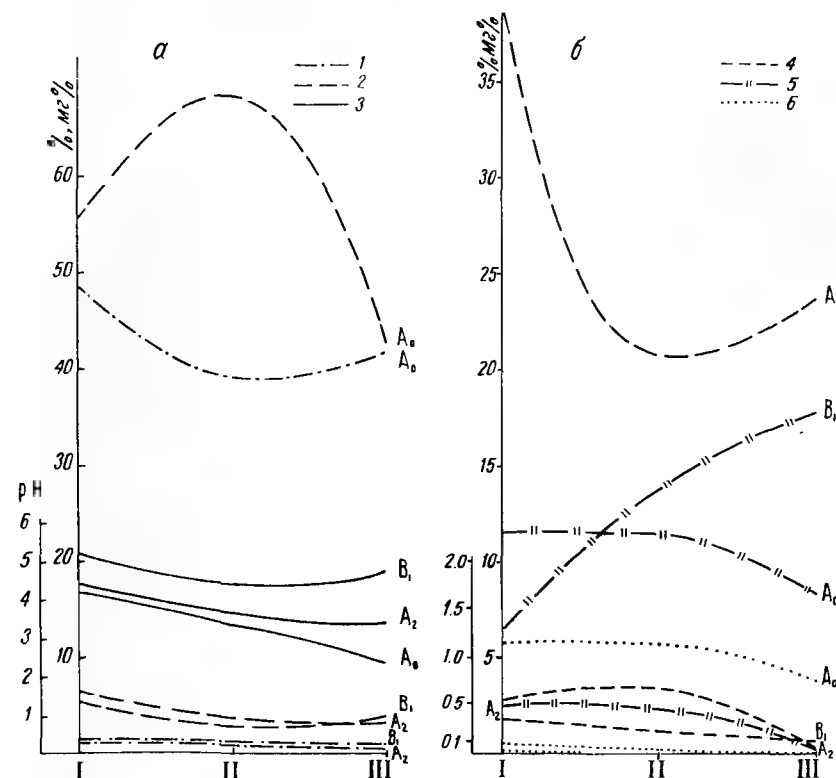


Рис. 2. Изменение содержания элементов питания в почвах психрофильно-пустошного ряда.

1 — углерод (%); 2 — NH_4 обменный (мг на 100 г абсолютно сухой почвы); 3 — pH; 4 — K_2O (мг на 100 г абсолютно сухой почвы); 5 — P_2O_5 (мг на 100 г абсолютно сухой почвы); 6 — общий азот (%).

ным, в то время как некоторые корни с простыми и изогнутыми микоризами остались неучтенными.

В подзолистом горизонте наблюдается резкое сужение микоризного спектра (рис. 4, табл. 2). Характерны маловетвистые формы: простые, четковидные, извилистые. В сосняке лишайни-

Распределение форм микориз по горизонтам трех типов леса

Тип леса, район	Горизонт	Всего микориз на 10 см корня (шт.)	В том числе по формам (%)						клубень- ковые
			простые	четковид- ные	извилистые	изогнутые	вилчатые	коралло- видные	
Елово-сосновый тра- вяной тип, КАССР	A ₀ A ₁	49,7	24,7	5,4	11,7	12,7	12,3	30,2	0,7
	A ₁ A ₂ B ₁	54,4	20,8	1,1	50,0	5,3	6,6	16,2	0
	A ₀	57,6	33,3	17,0	12,7	2,3	17,5	10,2	0,4
Сосняк бруслиный, КАССР	A ₁ A ₂	51,0	22,6	18,2	48,7	0	4,6	4,9	0
	A ₂ B ₁	50,8	14,4	7,1	69,5	0	4,5	4,5	0
	A ₀	43,7	25,8	20,8	15,1	18,6	12,1	4,5	2,1
С. лишайниковый, КАССР	A ₂	44,3	3,6	18,7	76,7	0	0,2	0,4	0
	B ₁	41,1	2,2	9,2	69,0	0	0,8	19,0	0
	A ₀	49,2	26,9	32,2	15,6	16,4	3,3	2,9	1,5
С. лишайниковый, Мурманская обл.	A ₂	46,0	2,2	46,2	42,1	0,1	3,5	5,9	0
	B ₁	49,2	6,5	19,3	32,8	0	1,2	40,2	0
	A ₀	64,1	21,7	10,8	24,8	23,2	10,2	7,7	1,5
С. лишайниковый, Вологодская обл.	A ₂	71,7	0,4	11,5	78,8	3,2	0,3	5,7	0
	B ₁	56,2	0	13,0	73,0	0	0,9	13,1	0

ковом 76,7% извилистых микориз, а вместе с четковидными доля маловетвистых форм составляет 95,4%. Кроме того, в подзоле проявляется тенденция к удлинению микориз (табл. 3). Средняя длина извилистых микориз 6,5 мм (сосняк лишайниковый), максимальная — 18 (елово-сосновый травяной тип).

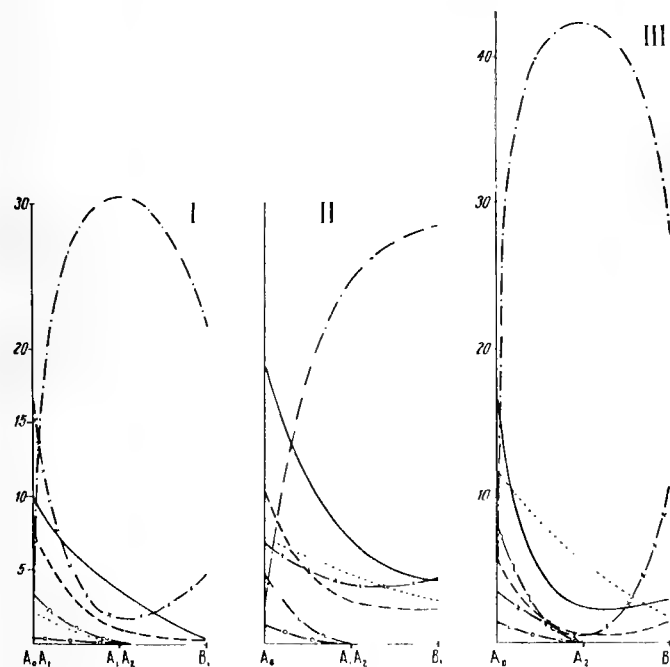


Рис. 3. Распределение микориз по генетическим горизонтам почвы трех типов леса (количество микориз на 10 см корня).
Усл. обозн. см. на рис. 1.

В иллювиальном горизонте, так же как и в подзоле, обычны извилистые формы (в сосняке лишайниковом их 69%, брусничном — 69,5). Однако здесь они значительно короче по сравнению с подзолом, средняя длина 3,5 мм, максимальная — 8 (сосняк лишайниковый из южной подзоны тайги).

Следует отметить, что в иллювиальном горизонте появляются в большом количестве многократно разветвленные — кораллоподобные формы. Если в подзоле такие микоризы отсутствуют, то в горизонте вымывания их доля в общем спектре составляет для сосняка лишайникового 19%.

В минеральных горизонтах микоризы коричневые, редко почти черные. Грибные чехлы обычно гладкие, иногда наблюдаются одиночные коммуникационные гифы. Ризоморф, как правило, нет. Часто встречаются ослизненные чехлы с приклеившимися песчинками.

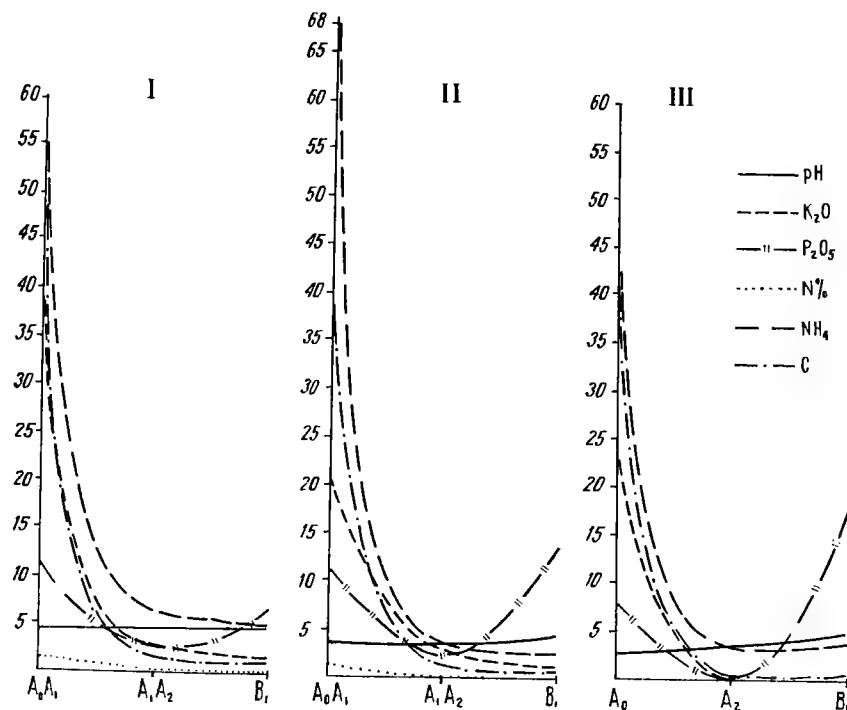


Рис. 4. Изменение содержания элементов питания по генетическим горизонтам трех типов леса. I — елово-сосновый травяной тип; II — сосняк брусничный; III — С. лишайниковый.

По количеству микориз подзолистый и иллювиальный горизонты почти не уступают подстилке (табл. 3). Эти данные, на первый взгляд, противоречат выводам Калелы (Kalela, 1955, по Mikola a. Laiho, 1962) о том, что плотность коротких корней на 1 дм длины корня много больше в гумусовом слое, чем в минеральном. Однако Калела учитывал только светлые корешки, а наиболее многочисленные в минеральных горизонтах четковидные и мелкоизвилистые формы темноокрашенные, им не принимались во внимание.

Микоризы располагаются значительно реже вблизи интенсивно растущих верхушек корней. Вероятно, одной из причин уменьшения плотности микориз на большой глубине является увеличение там доли верхушек проводящих корней.

Таким образом, приведенные факты говорят о некоторой зависимости распространения форм микориз от почвенных условий. В частности, на более богатых почвах елово-соснового травяного типа встречаются наиболее развитые, крупные кораллоподобные микоризы, представляющие собой шаровидные образования до 1,5—2 см в диаметре. Но особенно ярко связь форм микориз с богатством почвы проявляется по генетическим горизонтам. В более бедных почвах (или горизонтах) наблюдается меньшее ветвление микориз. Так, в подзолистом горизонте встречаются лишь однократно дихотомически разветвленные окончания, а единичные кораллоподобные и клубеньковые микоризы развиваются только в местах скопления органики (по ходу отмерших корней). В лишайниковом бору процесс вымывания в генетических горизонтах выражен отчетливее, чем в других исследованных нами типах леса. В сосняке брусничном, например, горизонт A_2 носит очаговый характер, а в елово-сосновом травяном типе подзолистый горизонт имеет значительные примеси органики. Отсюда и более резкая разнокачественность микориз по почвенным горизонтам в сосняке лишайниковом по сравнению с брусничным и елово-сосновым травяным типом (рис. 3,4).

По-видимому, влажность почвы в условиях исследованных типов леса не играет лимитирующей роли в формировании микоризного спектра сосны, поскольку в подстилке, наиболее подверженной колебаниям влажности, обильно развиты всевозможные микоризы. В иллювиальном горизонте условия увлажнения улучшаются, но микоризный спектр здесь значительно беднее.

Кислотность почвы в данных условиях также не является определяющим фактором для образования форм микориз (рис. 1—4).

На уровне выделенных нами морфологических типов эктомикориз не проявилась разница в микоризном спектре сосны обыкновенной в зависимости от географической широты места произрастания. Во всех подзонах тайги встречаются все выделенные нами типы микориз. Однако следует отметить, что микоризы из северных мест короче южных (табл. 4). Кроме того, северные микоризы менее разветвлены, кораллоподобные образования состоят из меньшего числа вилок.

Таблица 4

Длина микоризных окончаний сосны

Горизонт	Тип леса, район	Длина различных форм микориз, мм						
		простые	четко-видные	извилистые	изогнутые	вилчатые	коралло-видные	клубень-ковые
A ₀ A ₁	Елово-сосновый травяной	$\frac{1,2}{0,5-3}$	$\frac{2}{1-3}$	$\frac{5}{3-12}$	$\frac{3,7}{1-20}$	$\frac{1,9}{0,5-3}$	$\frac{5}{0,5-20}$	$\frac{2}{1-3,5}$
A ₀	С. лишайниковый, Мурманская обл.	$\frac{1}{0,5-2}$	$\frac{2}{1-4}$	—	$\frac{3}{1-7}$	$\frac{1}{0,5-2}$	$\frac{2}{1,5-10}$	$\frac{3}{2-4}$
A ₀	С. лишайниковый, КАСР	$\frac{1,2}{0,2-5}$	$\frac{3}{0,5-8}$	$\frac{4}{3-4}$	$\frac{5,6}{2-11}$	$\frac{2,3}{0,5-5}$	$\frac{2,6}{0,5-8}$	$\frac{1,9}{1-3}$
A ₀	С. лишайниковый, Вологодская обл.	$\frac{2}{1-3}$	$\frac{3}{1-6}$	$\frac{5}{2-8}$	$\frac{5}{2-9}$	—	3,0	—
A ₁ A ₂	Елово-сосновый травяной	$\frac{1}{0,5-3}$	—	$\frac{2}{2-18}$	0	—	0	0
A ₂	С. лишайниковый, Мурманская обл.	—	$\frac{2}{1-3}$	$\frac{3}{2-7}$	0	—	0	0
A ₂	С. лишайниковый, КАСР	—	$\frac{2}{1-3}$	$\frac{6,5}{2-13}$	0	—	0	0

A ₂	С. лишайниковый, Вологодская обл.	—	$\frac{2}{1-4}$	$\frac{6}{2-9}$	0	—	0	0
B ₁	Елово-сосновый травяной	—	—	$\frac{3}{1,3-6,5}$	0	—	$\frac{2,5}{1,5-10}$	—
B ₁	С. лишайниковый, Мурманская обл.	—	—	$\frac{3}{2-5}$	0	—	$\frac{2}{1-2,5}$	—
B ₁	С. лишайниковый, КАСР	—	$\frac{2}{2-3}$	$\frac{3,5}{1,2-6,0}$	0	—	$\frac{3}{1,5-7}$	—
B ₁	С. лишайниковый, Вологодская обл.	—	—	$\frac{4}{2-8}$	0	—	4	—

Примечание. Числитель — средняя величина, знаменатель — крайние величины; 0 — отсутствие микориз данной формы; — недостаточно данных.

Выводы

1. В исследованных нами типах леса самыми многочисленными у сосны являются четковидные и мелкоизвилистые темноокрашенные микоризы.

2. Корневые окончание в форме вилок встречаются значительно реже, хотя они характерны для рода *Pinus*. В Карелии и Мурманской обл. в горизонте A_0 I вилок приходится в среднем на 3 см корневой мочки. В Вологодской обл. эта форма встречалась чаще. В минеральном горизонте вильчатые микоризы единичны. Особенно редки они в подзоле.

3. Клубеньковая форма приурочена к лесной подстилке, в минеральном горизонте встречается исключительно редко и только по ходу достаточно разложившихся корней.

4. Коралловидная микориза обычна и в подстилке, и в иллювиальном горизонте, но почти нет ее в подзоле.

5. Изогнутые светлые микоризы с отходящим мицелием приурочены исключительно к лесной подстилке.

6. Наибольшее разнообразие микориз по форме и характеру сложения чехла отмечено в горизонте A_0 . При этом преобладали войлочные грибные чехлы с отходящими в почву гифами и ризоморфами. Во всех трех географических пунктах в подстилке обнаружена черная щетинистая микориза, образованная грибом *Scleroglyphus graniforme*. Корневые волоски встречаются очень редко.

7. Самый бедный спектр микоризы отмечен в подзолистом горизонте. Более чем на 90% он представлен четковидными и мелкоизвилистыми формами. В этом горизонте отчетливо выражена тенденция к удлинению корневых окончаний.

8. В иллювиальном горизонте окончания короче и более разветвлены, чем в подзоле. Цвет микориз бурый от светлого до почти черного. Чехлы обычно гладкие, иногда встречаются одиночные коммуникационные гифы. Ризоморфы не обнаружены.

9. По количеству микориз на единицу длины корня подзолистые и иллювиальные горизонты уступают незначительно подстилке.

10. В сосняках всех сравниваемых подзон тайги у сосны не обнаружено существенной разницы в разнообразии микориз. В пределах одного типа леса микоризный спектр у сосны обыкновенной не зависит от географической широты.

11. Резкое сужение микоризного спектра в минеральных горизонтах, по нашему мнению, связано с обеднением видового состава микоризных грибов и со значительными различиями

в содержании питательных элементов по генетическим горизонтам почвы.

12. Различия в почвенных условиях рассмотренных типов леса средней подзоны тайги не влияют на микоризный спектр сосны. В каждом из типов леса имеется полный набор форм микориз. Кроме того, их соотношение и приуроченность к почвенным горизонтам аналогичны.

13. Не обнаружено корреляции между частотой встречаемости отдельных форм микориз с содержанием того или иного элемента питания в почве. В то же время из полученных данных можно предположить, что развитие коралловидных форм в иллювиальном горизонте сосняка лишайникового вызвано повышенным содержанием в нем соединений фосфора.

14. Обнаружена тенденция к уменьшению количества микориз на единицу длины корня в направлении с юга на север. Кроме того, микоризы из северных мест короче соответствующих типов южных микориз.

М. Ф. Макаревский

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ САХАРОВ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ У СЕЯНЦЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Значение микоризы в жизни деревьев очень рельефно выразилось при создании лесонасаждений в традиционно безлесных районах: закладке лесозащитных полос в степях, попытках интродукции хвойных в ряде тропических стран, создании питомников на старопахотных или степных землях. Бесспорное практическое значение микоризы вызвало большой интерес исследователей как к путям их практического использования, так и к выяснению физиологических основ взаимодействия дерева и гриба. Наиболее полно последние были отражены в теории Бьеркмана (Björkman, 1942). Он считал, что дерево получает элементы минерального питания, поглощаемые мицелием гриба, и снабжает гриб органическими веществами, в первую очередь углеводами. Это подтверждено большим количеством экспериментальных работ с радиоактивными изотопами и в настоящее время общепризнано. Та же часть, где он рассматривает физиологию микоризообразования, была встречена критически. При этом критике подверглись и методические основы его экспериментов, и интерпретация полученных результатов. Бьеркман считал, что основным фактором, определяющим возможность микоризообразования, является концентрация восстанавливаю-

щих сахаров в корнях древесного растения, а все прочие факторы действуют опосредованно, через изменение содержания сахаров. Хэндли и Сандерс (Handley, Sanders, 1962), выращивая в стерилизованной почве сеянцы сосны при различной интенсивности света в отсутствие микоризообразующих грибов, обнаружили гораздо меньшую, чем в опытах Бьеркмана, разницу между вариантами по содержанию восстанавливающих сахаров в корнях. На основании этого они пришли к выводу, что более высокая концентрация восстанавливающих сахаров является не причиной, а следствием лучшего развития микоризы. Этого же мнения придерживается еще ряд авторов (Nelson, 1964; Schweers, Meyer, 1970), обнаруживших, что отток ассимилятов в корни гораздо интенсивнее у микоризных сеянцев сосны, нежели у безмикоризных. Правда, их выводы тоже не бесспорны. Например, Аренс и Рейд (Ahrens, Reid, 1973) не обнаружили связи между наличием микоризы и величиной оттока ассимилятов в корни.

Наиболее убедительным экспериментальным подтверждением теории Бьеркмана является работа Маркса с соавторами (Marx a. o., 1977), обнаруживших высокую корреляцию между концентрацией сахарозы в сосущих корнях, определенной перед инокуляцией их микоризообразующим грибом, и частотой образования микориз.

Все перечисленные работы посвящены отдельным моментам процесса микоризообразования или отдельным сторонам функционирования микориз. Объединить их для получения целостной картины практически невозможно вследствие больших различий в методических основах исследований. И сама противоречивость экспериментальных данных и выводов указывает на то, что процесс микоризообразования более сложен и не так обусловлен доступностью углеводов, как считал Бьеркман.

Кроме того, все эти данные получены в лабораторных или тепличных экспериментах, т. е. в условиях, заведомо отличающихся от естественных.

Многочисленные работы последних лет показали, что микориза не только улучшает снабжение древесного растения элементами минерального питания, но и повышает устойчивость деревьев к корневым патогенным грибам, сеянцы с хорошо развитой микоризой легче переносят пересадку, что имеет большое значение при искусственном лесовосстановлении.

В связи с этим понятно, почему исследованию физиологии образования и функционирования микоризы придается большое значение не только в безлесных районах, но и в странах традиционно лесистых, где наблюдается хорошее естественное

микоризообразование (Björkman, 1970). Помимо исследования общих закономерностей, необходимо изучение и возможных региональных особенностей.

Работа выполнена в 1977 г. на опытном питомнике Вендерского опорного пункта в Кондопожском районе. Почва — подзол гумусово-железистый супесчаный, слабо окультуренный. Посев семян — 9—10 июня. Удобрения внесены 28 июля из расчета $K_{60}P_{90}N_{60}$ кг/га в виде хлористого калия, аммонийной селитры и двойного суперфосфата. Исключение составляет вариант N(P)K, где фосфор в виде фосфоритной муки внесен перед посевом.

Образцы отбирали 24—26 августа, перед началом интенсивного микоризообразования (лето) и 4—6 октября, в конце вегетационного сезона. К сожалению, из-за промерзания верхнего слоя почвы в октябре корневая система большей части сеянцев извлекалась в виде отдельных фрагментов и определить средний вес корней одного сеянца не удалось.

Содержание сахаров устанавливали по модифицированной методике Ястрембовича и Калининой (Софронова и др., 1978). Оценка микоризности выполнена В. И. Шубиным. Для расчета корреляции использовали коэффициент корреляции рангов Спирмена.

Через месяц после внесения удобрений между сеянцами разных вариантов наблюдаются значительные различия по содержанию сахаров в тканях (см. табл.). С небольшим изменением порядка вариантов при ранжировании эти различия сохраняются и осенью, несмотря на то, что общее содержание сахаров в это время значительно увеличивается вследствие снижения интенсивности ростовых процессов.

Влияние удобрений на рост и углеводный обмен неоднозначно. В вариантах NPK, N(P)K, PK и NP наблюдается усиление роста сеянцев по сравнению с контролем, сопровождаемое снижением концентрации сахаров в тканях. В вариантах же N, P, K и NK напротив, наблюдается уменьшение размеров сеянцев и несколько повышенное содержание сахаров. По-видимому, этот результат нарушения баланса элементов минерального питания в почве. Значительная отрицательная корреляция между весом сеянцев и концентрацией сахаров ($r = -0,69$ летом и $-0,70$ осенью) указывает, что лимитирующим рост фактором в условиях опыта является недостаток элементов минерального питания.

Интересно отметить сильную отрицательную корреляцию между содержанием олигосахаров в летнее время и весом сеянцев в момент окончания опыта ($r = -0,93$). Имеющиеся данные

Сухой вес, микоризность и содержание сахаров в однолетних сеянцах сосны

Вариант опыта	Содержание сахаров, % абс. сухого веса							Абс. сухой вес побегов сеянцев, мг	Микоризность, баллы
	побеги			корни					
	моносахара	сахара	олиго-сахара	сумма	моносахара	сахара	олиго-сахара	сумма	
24—26 августа 1977 г.									
Контр.	2,45	4,23	1,37	8,25	1,86	2,31	1,43	5,60	—
N	2,27	4,40	1,48	8,15	1,45	1,71	1,65	4,81	—
P	3,35	4,53	1,33	9,21	1,66	3,02	1,49	6,17	—
K	2,84	4,69	2,29	9,82	2,09	2,34	0,73	5,16	—
NP	2,24	3,49	0,99	6,72	1,30	1,69	0,54	3,53	—
NK	2,11	4,49	2,10	8,70	1,51	1,81	0,70	4,02	—
PK	2,90	3,62	1,03	7,55	1,47	1,73	1,45	4,65	—
N(P)K	—	—	—	—	1,45	2,53	1,37	5,35	—
NRK	2,79	3,00	0,90	6,69	0,88	2,06	0,40	3,34	—
4—6 октября 1977 г.									
Контр.	5,01	5,80	3,36	14,17	2,16	4,52	2,68	9,36	2,5(2,5—2,6)
N	4,95	7,15	3,07	15,17	1,69	4,19	2,11	7,99	1,1(1,1—1,2)
P	5,55	6,33	2,76	14,64	1,77	4,47	2,20	8,44	1,1(1,1—1,1)
K	5,02	7,42	3,13	15,57	1,75	5,41	2,84	10,00	1,1(1,0—1,1)
NP	5,07	5,77	2,71	13,55	1,95	3,30	2,26	7,51	1,1(1,1—1,1)
NK	4,51	6,23	3,06	13,80	1,22	3,28	1,15	5,65	1,0(1,0—1,1)
PK	5,46	6,34	2,33	14,13	2,07	2,51	2,09	6,67	1,3(1,2—1,9)
N(P)K	4,77	5,35	2,97	13,09	1,78	3,78	2,19	7,75	1,1(1,0—1,1)
NRK	4,21	6,21	3,53	13,95	1,85	3,45	2,23	7,53	1,7(1,7—1,7)

не позволяют решить, связаны ли эти величины причинно-следственной зависимостью или и то и другое является следствием каких-то еще факторов либо процессов.

Внесение удобрений значительно снижает интенсивность микоризообразования по сравнению с контролем. Интересно, что наиболее высокая (исключая контроль) микоризность отмечена в варианте NPK, где содержание сахаров в корнях летом является самым низким. У сеянцев, выросших на других участках, микоризы развиты гораздо слабее и варианты мало различаются между собой. Корреляции между концентрацией сахаров в летнее время и интенсивностью микоризообразования не обнаружено. Возможно, что на отношения гриба и дерева в данном опыте повлияла неравноценность условий почвенного питания в разных вариантах: нарушение баланса элементов минерального питания могло отрицательно сказаться и на развитии микоризообразующих грибов, и на обмене веществ сеянцев, растущих на этих участках.

Кроме того, Маркс с соавторами (Marx а. о., 1977) подчеркнул в своей работе, что связь интенсивности микоризообразования с содержанием сахаров надо искать не для корневой системы в целом, а для сосущих корней, на которых, собственно, и образуется микориза. Учитывая, что различия в содержании сахаров между смежными вариантами невелики, вполне можно допустить, что средняя концентрация сахаров в корневой системе в целом и в сосущих корнях не вполне параллельны. Мы считаем, что если связь между содержанием сахаров в корнях и интенсивностью микоризообразования и существует, то она подвержена сильному модифицирующему влиянию как со стороны внешних условий, в частности, агрохимического состава почвы, так и со стороны общего физиолого-биохимического состояния высшего растения. Для решения этого вопроса необходимы глубокие исследования с использованием более строгих и разнообразных методических подходов.

Порядок вариантов содержания сахаров осенью по сравнению с летом изменяется мало ($r=0,70$). Наибольшие различия между летом и осенью наблюдали в концентрации моносахаров в корнях ($r=-0,25$). Причем осенью довольно высокая ($r=0,75$) корреляция между содержанием моносахаров в корнях и обилием микориз, аналогичная описанной Бьеркманом (Björkman, 1942, 1970). Отсутствие этой связи летом, до начала массового микоризообразования и появление ее после развития микориз указывает на то, что установленная Бьеркманом закономерность является следствием преимущественного накопле-

ния в тканях гриба моносахаров (они составляют у сосны почти все восстанавливающие сахара).

Несмотря на различие в обилии микориз углеводный статус сеянцев осенью по сравнению с летом меняется мало, причем корреляция между изменением статуса и микоризностью отсутствует, т. е. у сеянцев с хорошо развитой микоризой увеличивается синтез углеводов или снижается их расход, что позволяет компенсировать потребление грибом части углеводов.

Выводы

1. Наблюдается сильная отрицательная корреляция между содержанием олигосахаров в надземной части сеянцев во время роста и их весом в конце вегетационного периода.

2. Внесение в качестве удобрений отдельных элементов минерального питания отрицательно сказывается на росте сеянцев и развитии микориз.

3. Корреляции между средним содержанием углеводов в корневой системе сеянцев в летнее время и интенсивностью микоризообразования не обнаружено.

4. Наблюдающаяся осенью корреляция между содержанием моносахаров в корнях и обилием микориз, по-видимому, обусловлена накоплением моносахаров в тканях гриба.

5. Различия в обилии микориз не влияют на углеводный статус сеянцев.

З. С. Мельниченко

МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЕ И РОСТ СЕЯНЦЕВ СОСНЫ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ ГЛУБИНЫ ЗАДЕЛКИ СЕМЯН НА РАЗЛИЧНЫХ АГРОФОНАХ

При выращивании посадочного материала в лесных питомниках и создании лесных культур посевом глубина заделки семян обычно колеблется в значительных пределах. Отклонение от оптимальной глубины заделки в первую очередь снижает грунтовую всхожесть семян, но, кроме того, может задержать их прорастание, а при глубокой заделке еще и вызвать появление ослабленных всходов. Очевидно, эти особенности повлияют на интенсивность микоризообразования у сеянцев. Сведений по этому вопросу в литературе мы не встречали.

Исследования проведены в питомнике «Половина» Петрозаводского мехлесхоза на супеси крупнопылеватой и песке рыхлом среднезернистом в трех вариантах: с мульчированием опил-

ками слоем 1,0 см, с поливом и без полива. Глубина заделки семян составляла: 0 (без заделки); 0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 3,0; 4,0; 5,0 см. Норма высева — 1,5 г на 1 пог. м. Семена намачивали в 0,5%-ном растворе марганцовокислого калия в течение двух часов. Грядки перед посевом семян поливали. Срок посева — конец мая. Учет сеянцев проводили через 5 дней до середины июля и через 10 дней со второй половины июля до конца августа. Последний учет сеянцев проведен 15 сентября. В день учета посева в части вариантов опыта поливали из расчета 10 л на 1 м². Перед поливом брали почвенные образцы (0—2, 2—5 см) для определения влажности почвы.

Сеянцы выкапывали во второй половине июля, августа и сентября, а двухлетние — в конце июня и сентября.

После отмывки корней сеянцев от почвы изучали микоризность сеянцев (глазомерно и с помощью лупы) и формы микориз. Для оценки обилия микориз применена 4-балльная шкала (по А. А. Власову, 1952, с добавлением балла 0 по В. И. Шубину, 1965). Общее обилие микориз для каждого варианта определялось путем суммирования производных от умножения каждого балла микоризности на его встречаемость и деления этой суммы на количество исследованных сеянцев.

Образование микориз в полевых условиях происходит неодинаково и лимитировано главным образом климатическими и почвенными условиями, из которых основная роль принадлежит температуре и влажности (Лобанов, 1953). А. А. Власов (1952) к этим факторам причисляет еще агротехнику и количество микоризообразующих грибов в почве. Некоторые исследователи наблюдали образование микориз еще в апреле — мае (Частухин, 1954; Трубецкова, Михалевская, 1955). И. А. Ситникова (1952) отмечает, что в естественных лесах появление микориз в зависимости от географических и метеорологических условий может начинаться с конца апреля и при достаточной влажности наблюдается в течение всего лета. По данным Н. В. Лобанова (1953), рост корней и образование сосущих корешков начинается весной при температуре в верхних горизонтах почвы 6—7°, а образование микориз — 10—11°.

Все перечисленные исследования проведены в степной и лесостепной зоне, а также зоне широколиственных лесов. В таежной — период вегетации начинается значительно позднее.

В наших опытах массовое появление всходов отмечено около 20 июня. На песчаной почве дружнее прорастали семена при мульчировании поверхности грядок опилками. Заделка семян на глубину 1,0 и 1,5 см в этом варианте обеспечила наибольшую грунтовую всхожесть (64,6—75,4%). В посевах без

мульчирования, но с поливом на тех же глубинах заделки этот показатель был несколько ниже — 42,5—47,5%.

На супесчаной почве наиболее высокая грунтовая всхожесть получена в посевах без заделки семян и при заделке их на 1 см в варианте с поливом, несколько ниже — в посевах с мульчей и составила соответственно 49,2—66,9 и 46,7—65,3%.

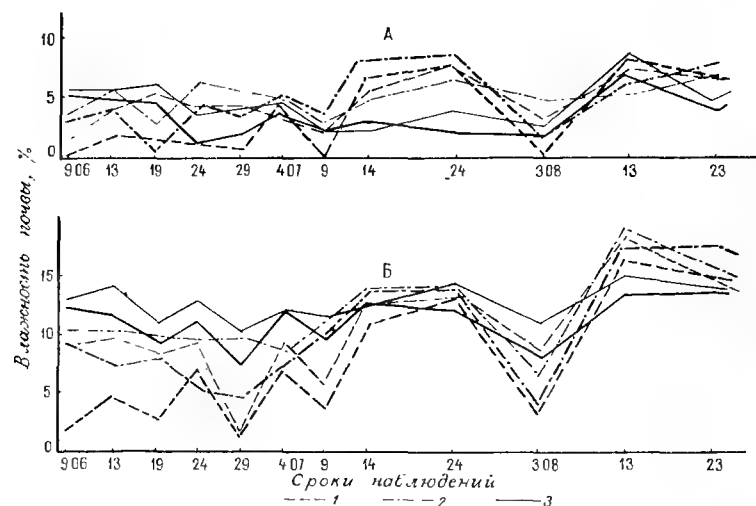


Рис. 1. Изменение влажности почвы по горизонтам.
А — песок, Б — супесь. Глубина взятия образцов: 0—2 см — толстая линия, 2—5 см — тонкая линия. 1 — без полива; 2 — полив; 3 — мульчирование.

На обеих разностях почв худшие условия для появления всходов оказались на грядках без полива, так как за июнь выпало осадков в два раза меньше нормы и верхние горизонты почвы сильно пересохли (рис. 1). В этом варианте больше всходов появилось при заделке семян на 1,0 и 2,0 см. На супеси грунтовая всхожесть была 40,5—44,6%, а на песке 20,2—35,5%.

Образование микориз во всех вариантах на обеих разностях почв началось в июле и приурочено к моменту развития у сеянцев корней второго порядка.

При анализе сеянцев в июле отмечены значительные колебания обилия микориз, что свидетельствует о существенных различиях в интенсивности образования микориз как между вариантами, так и внутри их в зависимости от глубины заделки семян.

Таблица

Зависимость роста однолетних сеянцев от обилия микориз

Глубина заделки, см	Балл микоризности	Супесь			Песок		
		оценка микоризообразования, балл	вес 1 сеянца, мг	отн. вес сеянцев, %	оценка микоризообразования, балл	вес 1 сеянца, мг	отн. вес сеянцев, %
1	2	3	4	5	6	7	8
Без полива							
0	0	1,2	37,3	100	1,4	—	—
	1		83,4	223		50,1	100
	2		85,2	228		54,3	108
0,5	1	1,5	59,3	100	1,4	45,1	100
	2		86,1	145		59,3	131
	3		117,5	198		—	—
1,0	1	1,1	52,0	100	2,6	29,1	100
	2		73,0	140		46,4	159
1,5	1	1,4	90,9	100	1,7	42,4	100
	2		95,8	105		76,1	180
	3		97,9	107		—	—
2,0	0	0,8	41,0	100	2,7	—	—
	1		94,7	230		—	—
	2		—	—		66,0	100
3,0	3		—	—		94,7	143
	0	1,1	47,5	100	2,4	—	—
	1		53,3	112		—	—
	2		105,2	220		54,4	100
	3		142,0	229		124,8	230
Полив							
0	0	1,1	108,5	100	1,8	89,8	100
	2		230,0	212		104,4	116
0,5	1	1,4	59,1	100	1,7	55,0	100
	2		74,3	125		76,9	139
	3		127,6	216		69,1	125
1,0	1	1,4	69,8	100	2,2	27,5	100
	2		116,0	167		28,1	102
	3		—	—		42,3	153

Глубина заделки, см	Балл микоризности	Супесь			Песок		
		оценка микоризообразования, балл	вес 1 сеянца, мг	отн. вес сеянцев, %	оценка микоризообразования, балл	вес 1 сеянца, мг	отн. вес сеянцев, %
1	2	3	4	5	6	7	8
1,5	1	1,8	64,6	100	2,5	—	—
	2		93,1	144		73,6	100
	3		133,8	208		82,3	112
2,0	1	1,8	109,1	100	2,4	49,5	100
	2		158,8	145		108,6	219
	3		98,0	90		85,9	173
3,0	1	1,6	84,4	100	2,1	97,0	100
	2		125,5	149		87,0	90
	3		130,8	155		103,8	108
Мульча							
0	1	2,2	57,0	100	1,2	38,2	100
	2		77,0	135		36,6	96
	3		91,6	161		—	—
0,5	0	2,1	—	—	0,7	33,1	100
	1		55,0	100		40,4	122
	2		93,0	169		—	—
1,0	3	2,4	109,1	198	1,4	—	—
	1		51,3	100		35,2	100
	2		66,0	128		21,9	62
1,5	3	1,3	72,9	142	2,3	—	—
	1		69,6	100		23,4	109
	2		71,9	103		29,4	125
2,0	3	2,4	—	—	1,6	33,8	144
	1		—	—		29,2	100
	2		60,2	100		44,6	153
3,0	3	1,4	107,5	179	2,5	—	—
	1		54,4	100		27,3	100
	2		60,8	110		32,6	119
	3		—	—		62,5	228

Большинство сеянцев были слабомикоризными с преобладанием простых микориз (см. табл.). На супесчаном подзоле микоризность их различается значительно по вариантам опыта (рис. 2). Без применения полива в посевах без заделки семян и с заделкой на 0,5 см микоризными оказались только 5% сеянцев. Это связано с тем, что в июле в верхнем слое почвы влажность была минимальная (5—9%). Увеличение глубины заделки семян от 1 до 3 см способствовало и более интенсив-

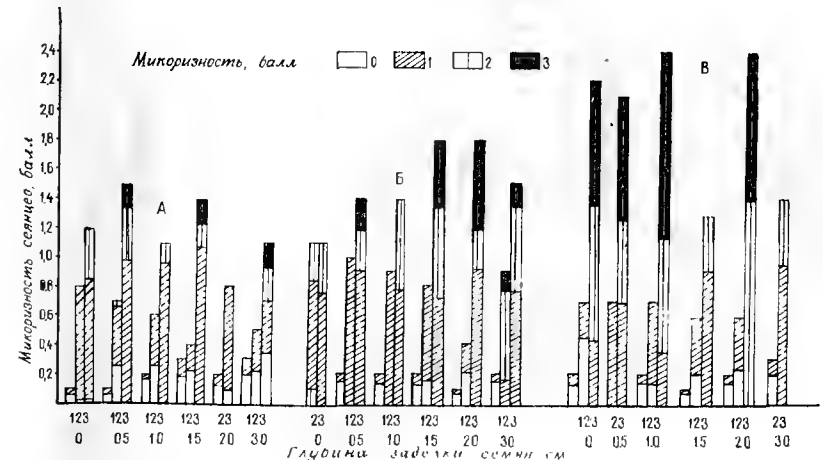


Рис. 2. Динамика микоризообразования у однолетних сеянцев сосны на супесчаной почве.

А — без полива, Б — полив, В — мульчирование. Сроки взятия образцов: 1 — июль; 2 — июль; 3 — август.

ному микоризообразованию. Микоризные сеянцы в этих вариантах составили 68—73%. Полив стимулировал образование микориз при заделке семян на глубину 0,5 см. В посевах с поливом, но без заделки семян все июльские сеянцы были немикоризными, так как верхний слой почвы быстро просыхал. Мульчирование посевов улучшило водный режим почвы, но по сравнению с другими вариантами опыта не увеличило обилия микориз. При этом даже в посевах без заделки семян микоризные сеянцы составили 14%. Заделка семян на глубину 4 и 5 см недопустима, так как на супеси всходы отсутствовали, а на песке появились единично.

На песчаной почве образование микориз происходило несколько интенсивнее, чем на супесчаной, хотя влажность поч-

вы в 2 раза ниже (рис. 3). Это, видимо, объясняется лучшим прогреванием верхних слоев песчаной почвы в период образования микориз. Наибольшее обилие микориз (0,4 балла) на песчаной почве отмечено у сеянцев при глубине заделки семян 0—0,5 см с применением поливов.

В августе во всех вариантах обеих разностей почв происходило дальнейшее образование микориз. Появляются более сложные по форме: вильчатые, дважды вильчатые и клубень-

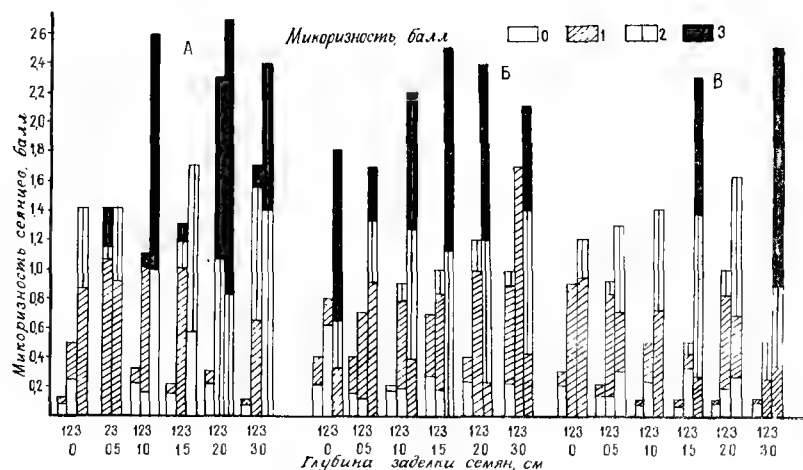


Рис. 3. Динамика микоризообразования у однолетних сеянцев сосны на песчаной почве.

Усл. обозн. см. на рис. 2.

ковые. Микоризных сеянцев было больше в посевах на песчаной почве, где преобладали микоризы и более сложных форм (рис. 1, 2).

На песке самое высокое обилие микориз в августе отмечено при глубине заделки семян 2,0 см (2,3 балла) в варианте без полива, при 3,0 см (1,7 балла) в посевах с поливом и при 1,0 см (0,7 балла) на грядах с мульчей. Количество микоризных сеянцев различно в разных вариантах и значительно колеблется по глубинам заделки семян. Так, в посевах без применения полива безмикоризные сеянцы составили от 14 до 50%, а в вариантах с поливом и мульчей соответственно 17—21 и 9—54%, причем при мульчированных посевах больше микоризных сеянцев оказалось, когда семена заделывались на 1,0, 1,5 и 3,0 см, а в варианте без полива при посеве без

заделки семян. В варианте с поливом при увеличении глубины заделки с 2,0 до 5,0 см все сеянцы имели микоризы.

На супесчаной почве с применением полива заделка на 1,5—3,0 см не оказала положительного влияния на микоризообразование. В посевах без полива четкой зависимости образования микориз в зависимости от глубины заделки не обнаружено, но количество микоризных сеянцев было больше, чем в других вариантах. На обеих разностях почв во всех вариантах преобладали сеянцы с баллом 1,0, а в посевах на песке без полива большинство сеянцев были с баллом 2 (8—54%) и 3 (6—53%). Наблюдается уже вторичное ветвление, где дважды вильчатые микоризы составляют от 6 до 75%. На супесчаной почве больше всего сложных микориз обнаружено в посевах с поливом (8—33%).

В сентябре больше половины сеянцев имели микоризу. Немикоризные сеянцы встречены на участке с супесью, где полив не применялся, а семена заделывали на 2,0 и 3,0 см, и составляли соответственно 14 и 33%, а на песке — посевах с мульчированием грядок с заделкой семян на 0,5 см (36%).

Преобладали гроздевидные микоризы, вильчатые и дважды вильчатые. Редко встречались микоризы типа Д (черная микориза). Тип Д относится к малоэффективным микоризам (Шубин, 1956), поэтому низкую ее встречаемость можно оценивать положительно.

На песчаной почве микоризы сеянцев с баллом 3 больше в посевах с поливом (21—55%), а на супеси — в варианте с мульчированием (37—52%).

Таким образом, лучшие условия для микоризообразования по последнему анализу, как и в предыдущие, отмечены на песчаной почве. Следует отметить обильное образование микориз в посевах без полива с заделкой семян на 1,0 и 2,0 см, где обилие микориз составило соответственно 2,6 и 2,7 балла; в посевах с поливом при заделке на 1,0; 1,5 и 2,0 см при обилии микориз соответственно 2,2; 2,5; 2,4 балла и на участках с мульчей при заделке семян на 1,5 и 3,0 см (2,3 и 2,5 балла).

На супесчаной почве во всех вариантах также были отмечены значительные колебания обилия микориз в зависимости от глубины заделки семян. В посевах без полива интенсивность микоризообразования оказалась выше при заделке семян на 0,5—2,0 см (1,8 балла), а в варианте с мульчей при 0; 0,5, 1,0 и 2,0 см (2,1 и 2,4 балла).

Обильное микоризообразование в посевах первого года можно объяснить присутствием грибов в почве, а также бла-

гоприятными температурными условиями. Данный питомник заложен в 1971 г. на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования. Питомник расположен в лесном массиве, поэтому заражение осуществляется как за счет имеющихся в почве микоризных грибов, так и за счет распространения их из окружающих участков леса. Микоризные грибы могут попадать в почву и вместе с семенами. Постоянное выращивание сеянцев обеспечило накопление в почве микоризных грибов.

Лето 1970 г. было теплым, средняя температура летних месяцев выше средней многолетней на 0,5—2,0°, количество выпавших осадков в мае и июне было в 2 раза меньше нормы, в июле и августе около нормы. Осень была дождливая.

Известно, что микоризообразование зависит не только от наличия микоризных грибов в почве, но и ряда факторов, таких как содержание в почве питательных веществ, ее кислотность и влажность и другие. Влажность корнеобитаемого слоя почвы должна быть такова, чтобы в ней содержалась капельно-жидкая вода (для плодовых тел обычных шляпочных грибов) в достаточно больших количествах.

Однако Н. В. Лобанов (1949) наблюдал появление и развитие микориз на корнях дубов и сосен в исключительно засушливое лето, хотя плодовых тел шляпочных грибов практически не было.

Увеличению содержания влаги и улучшению условий микоризообразования в почве в зоне развития корневой системы способствовало мульчирование посевов. Применение мульчи в питомниках таежной зоны В. И. Шубин (1973) рассматривает как агроприем, с помощью которого можно регулировать влажность верхнего слоя почвы и влиять на развитие корней.

Лучшее микоризообразование на песчаной почве в вариантах с поливом и без полива по сравнению с этими же вариантами на супеси можно объяснить большим содержанием грибов в почве. Доказательством этому служит то, что на песчаной почве обильно появились плодовые тела микоризных грибов. Кроме того, все микоризные грибы — аэробы.

На обеих разностях почв наблюдаются значительные колебания внутри вариантов опыта. Четкой зависимости обилия микориз от глубины заделки семян не выявлено. Данные показывают, что при распределении сеянцев по баллам микоризности внутри каждого варианта как на песке, так и на супеси, как правило, с увеличением обилия микориз наблюдается увеличение сухого веса сеянцев. Так, на супеси в посевах с мульчированием с заделкой семян на 0,5 см вес сеянцев с баллом микоризности 2 и 3 на 69—98% больше, чем вес сеянцев с бал-

лом 1. На супеси при отсутствии полива без заделки семян вес сеянцев с баллом 1 и 2 на 23—28% выше веса безмикоризных сеянцев. В некоторых вариантах наблюдается обратная картина. Так, на супеси в варианте с поливом с увеличением балла микоризности до 3 вес одного сеянца уменьшился на 10% по сравнению с баллом 1. Такое же явление отмечено и на песке при применении полива или мульчи.

Эти отличия можно объяснить низким плодородием почвы и, следовательно, угнетающим воздействием гриба-симбионта (Шубин, 1965).

Сеянцы с более развитой микоризой, в общем, отличаются лучшим развитием надземной части (больше высота стволика, длина максимальной хвост, охвоенной части), а также стержневого корня.

Рост сеянцев положительно коррелирует с наличием более сложных микориз. У двухлетних сеянцев отмечено дальнейшее развитие и образование микориз на корнях сеянцев. Все июньские сеянцы имели микоризы, за исключением варианта супесь без полива, где в посевах с заделкой семян на 2 и 3 см было 7—8% немикоризных сеянцев. При осеннем обследовании микоризы встречались у всех сеянцев на обоих участках. Среди двухлеток не только увеличилось количество микоризных сеянцев, но и повысился также удельный вес сеянцев с более обильным развитием микоризы.

Отмеченные закономерности в интенсивности микоризообразования на обеих разностях почв по вариантам сохранились и к концу второго вегетационного периода, но в сентябре значительной разницы в обилии микориз не наблюдалось, кроме того, следует отметить, что лучшие условия для микоризообразования создались на супесчаной и песчаной почвах в посевах с мульчированием, здесь и сеянцы росли лучше. Меньше микориз было на участках, где полив не применялся. Максимальное обилие микориз у двухлетних сеянцев на супесчаной почве отмечено: в посевах с мульчей — 2,8 балла (с глубиной заделки на супеси 1 см, на песке — 3 см), в варианте с поливом на супеси — 2,6 балла (2 см), песке — 2,8 (1,0, 1,5), в посевах без полива на супеси — 2,5 (1,5), на песке — 2,6 (1,5).

Отмеченная для однолетних сеянцев прямая зависимость между баллом микоризности и линейными показателями сохранилась. На песчаной почве у двухлетних сеянцев обилие микориз выше, но рост хуже, чем на супесчаной почве. Это объясняется бедностью песчаной почвы элементами питания. Определенной зависимости между обилием микориз и глубиной заделки семян не выявлено и у двухлетних сеянцев.

Выводы

1. При весенних посевах сформировавшиеся микоризы отмечались в июле. К этому времени микоризные сеянцы во всех вариантах опыта составляли менее половины от общего количества сеянцев. Встречаются только простые микоризы.

2. В августе микоризные сеянцы составляют более половины от общего количества и обильнее микориз в некоторых вариантах оценивается 2 баллами. Преобладают простые микоризы, но уже отмечено появление вильчатых, дважды вильчатых и гроздевидных.

3. В сентябре во всех вариантах опыта больше сеянцев со сложными микоризами. Появились сеянцы с обилием микориз в 3 балла.

4. На второй год происходило дальнейшее развитие и образование микориз. Все сеянцы были микоризными. Отмеченные закономерности в интенсивности микоризообразования во всех вариантах опыта сохранились, но различие в обилии микориз между ними уменьшилось.

5. Более интенсивное микоризообразование отмечено на песчаной почве. Это связано с большим содержанием грибов в почве и лучшей ее аэрацией.

6. С увеличением количества сеянцев с более сложными микоризами наблюдается увеличение общего обилия микориз, а с возрастанiem обилия микориз повышаются сухой вес сеянцев и их линейные показатели. Отмеченные на песчаной почве некоторые отклонения от этой зависимости можно объяснить угнетающим воздействием гриба-симбионта из-за низкого плодородия почвы.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев И. А., Хохленко А. В. Сукцессия дереворазрушающих грибов при разложении пней в чистых сосновых культурах на старопашах и лесных почвах.—Мат-лы VI симпозиума микологов и лесенологов Прибалтийских республик, I, Рига, 1971.

Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М.—Л., 1965. 187 с.

Ахромейко А. И. Новые данные о роли микоризы в питании растений.—Лесн. хоз-во, 1960, № 8, с. 73—76.

Бараней А. В. Влияние микоризы на рост и состояние дуба.—Лесн. хоз-во, 1939, № 6, с. 31—35.

Беккер З. Э. Физиология грибов и их практическое использование. Изд. МГУ, 1963. 269 с.

Берестецкий О. О., Надкряничный С. П. Распространение

фитотоксичных грибов в почвах Украины.—Микробиол. журн., 1977, 39, № 5, с. 584—590 (укр.).

Билай В. И. Методы экспериментальной микологии. Киев, 1973.

Билай В. И. Физиолого-таксономические аспекты изучения жизнедеятельности почвенных микроицетов.—Микробиол. журн., 1977, 39, № 5, с. 557—565 (укр.).

Билай В. И., Элланская И. А. Экспериментальный морфогенез грибов.—Микол. и фитопатол. 1978, 6, 3, с. 193—200.

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.—Л., 1953. 1106 с.

Бункина (Ситникова) И. А. Микотрофность главнейших древесных и кустарниковых пород Приморского края.—Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сибирск. отд. Сер. ботанич. 1962, 5, с. 79—126.

Бургеф X. Проблематика микоризы.—В сб.: Микориза растений. М., 1963, с. 261—279.

Бурова Л. Г. Макромицеты широколиственно-еловых лесов Смоленской области.—Микол. и фитопатол. 1969, т. 3, вып. 4, с. 358—360.

Бурова Л. Г. Грибы в лесных биогеоценозах. Бюл. МОИП, отд. биологии, 1976, т. 81 (3), с. 144—153.

Валикова В. Ф. Опыт культуры древесных пород на торфяных и заболоченных почвах.—Тр. Ин-та леса АН СССР, 1955, т. 31.

Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.—Л., 1955. 416 с.

Васильева Л. П., Назарова М. М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края.—В кн.: Комплексные исследования лесов Приморья. Л., 1967, с. 122—164.

Васильков Б. П. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.—Л., 1955. 86 с.

Власов А. А. Значение микориз древесных пород и приемов по их стимулированию.—Тр. конфер. по микотрофии растений. М., 1955, с. 102—117.

Власов А. А. Методика учета микоризных сеянцев.—Тр. компл. научн. экспед. по вопр. лесозащиты. Лесоразвед. М., 1952, т. 2, вып. 2.

Волчков В. Е. Рост и развитие физиологически активных корней у сеянцев древесных пород в течение вегетационного периода.—Изв. АН БССР. Сер. биол. наук, I, 1965, с. 38—44 (бел.).

Гарибова Л. В., Сафрай А. И., Шалашова Н. Б. Условия плодonoшения некоторых видов рода *Agaricus* Fr. Emend. Karst.—Микол. и фитопатол., 1974, 8, 3.

Голубинская Н. С. Об эндотрофной микоризе древесных пород и кустарников Западной Сибири.—В кн.: Микроорганизмы и зеленые растения. Новосибирск, 1967.

Голубинская Н. С. Микориза деревьев и кустарников в лесостепной части Новосибирской области.—Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1976, 150, с. 166—168.

Горбунова Н. П. Анатомическое строение микориз растений.—Тр. конфер. по микотрофии раст. М., 1955, с. 182—193.

Гундаева Е. И. Исследование культуральных жидкостей грибов—антагонистов корневой гнили.—В кн.: Защита леса от вредителей и болезней. Пушкино, 1975, с. 141—145.

Горшков А. К. Новые препараты для дезинфекции семян.—Лесное хоз-во, 1956, № 11, с. 42—43.

Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л., 1974. 206 с.

Дементьева Л. В., Смоляницкая Л. Б. Микориза сосны на верховом болоте.—Сб. науч.-иссл. работ по лесному хоз-ву. 1969, с. 330—341.

Доминик Т. И. Значение микотрофизма для лесного хозяйства.— В кн.: Микоризы растений. М., 1963 а, с. 321—330.

Доминик Т. Классификация микориз. Там же, 1963 б, с. 245—258.

Дымович В. А. Изучение антибиотических свойств *Penicillium* Lk. из ризосферы сельскохозяйственных растений УССР. Автореф. канд. дис. Киев, 1968, 16 с.

Егорова С. В. Влияние базидиальных грибов на микоризу подстилок хвойных пород.— Микол. и фитопатол., 1968, т. 2, вып. 1, с. 3—7.

Егорова С. В., Рагуотис А. Д. Микрофлора ризосфер ели и березы и некоторые ее физиологические особенности.— Лесоведение, 1968, № 1, с. 27—36.

Еленкин А. А. Явление симбиоза с точки зрения подвижного равновесия сожительства организмов: микориза и аналогичные проявления симбиоза между грибами и корнями высших растений.— Болезни растений, 1907, т. 1, № 3—4, с. 106—176.

Еропкии К. И. Микориза голосеменных. Сообщение II. Сем. *Taxodiaceae*.— Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1970, т. 80, с. 50—56.

Еропкии К. И. Микоризы дикорастущих и интродуцированных голосеменных в Советском Союзе. Автореф. канд. дис. Пермь, 1975, 29 с.

Ершов В. В. Влияние минеральных удобрений на микробиологические процессы луговых почв Карелии.— Микробиология, 1966, т. 35, вып. 1.

Ершов В. В. Микрофлора дерново-подзолистых почв разных угодий.— В кн.: Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971, с. 227—234.

Ермаков Е. И., Возняковская Ю. М. Корневая микрофлора томатов в различных искусственных корнесобитаемых средах.— Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 4, с. 22—24.

Журавлев И. И., Соколов Д. В. Грибные болезни семян древесных и кустарниковых пород. Л., 1947, 61 с.

Загурский А. В., Альховская Т. Ф., Кирпиченко Л. А. Влияние условий среды на патогенность возбудителей корневых гнилей сахарной свеклы.— Микол. и фитопатол. 1978, 12, 2, с. 167—171.

Згуровская Л. И. Анатомо-физиологическое исследование всасывающих, ростовых и проводящих корней древесных пород.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1958, 41, с. 5—32.

Згуровская Л. И. К вопросу о строении сосушек и мелких проводящих корней в зависимости от глубины их залегания.— В сб.: Физиологические основы роста древесных растений. М., 1960, с. 21—32.

Зерова М. Я., Роженко Г. Л. Антагонизм между некоторыми видами рода *Marasmius* и *Penicillium cyclosporum* Westd., обнаруживающимися в культуре.— Укр. ботан. журн., 1970, 27, № 5, с. 569—575.

Зименко Т. Г. Плесневые грибы рода *Penicillium* в лесных почвах. Бюл. Ин-та биол. АН БССР, 1959, вып. 5.

Ибрагимов И. А., Ахметшин Ф. И. Защита семян сосны от полегания в Башкирии.— В кн.: Использование химических и биологических средств в борьбе с вредителями леса (Тезисы докладов). М., 1976, с. 58—59.

Иванов Л. А. Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны.— Изв. Императорского Лесного ин-та, 1916, вып. 30, Петроград, с. 151—162.

Кажемекене Б. Ю., Василюкас А. П. Ризосферно-прикорневые микромисцы сосны, ели и березы и их антагонистическая активность

к *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst.— Соврем. успехи микологии и лихенологии в Совст. Прибалтике. Тарту, 1974.

Казанцева Л. К. Роль грибов в разложении древесины и опада в зоне лесотундры.— Микол. и фитопатол., 1972, 6, 2, с. 111—116.

Каримбаева Л. Я., Сизова Т. П. О микрофлоре ризосферы некоторых древесных пород.— Вестн. МГУ. Биол., почвовед., 1976, № 5, с. 24—29.

Катенин А. Е. Микориза растений Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1972, 140 с.

Кацнельсон Р. С., Ершов В. В. Исследование микрофлоры целинных и окультуренных почв Карельской АССР. Микробиологическая характеристика почв Карельской АССР.— Микробиология, 1957, т. 26, вып. 4, с. 468—476.

Келли А. Микотрофия у растений. М., 1952, 238 с.

Козловская Л. С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л., 1976, 211 с.

Коротков Г. П. Распространение микориз в сосновых насаждениях, зараженных корневой губкой.— Лесоведение, 1974, № 5, с. 62—67.

Костычев П. А. Состав органических веществ почв (перегной) в связи с вопросом о полезности микориз.— Избр. тр. Изд. АН СССР, 1951, с. 363—366.

Костычев С. П. Физиология растений, I, М. 1933, 528 с.

Крангауз Р. А., Гундаева Е. И. К вопросу о биологическом методе борьбы с корневой губкой.— В сб.: Защита леса от вредных насекомых и болезней, МЛТИ, 1971, т. 1.

Крангауз Р. А., Гундаева Е. И. Выращивание семян сосны с применением антагонистов корневой губки.— В сб.: Корневая губка. Харьков, 1974, с. 54—57.

Красильников Н. А. Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов. М., 1966, 216 с.

Красильников П. К. Придаточные корни и корневая система у кедра в Центральном Саяне.— Бот. журн., 1956, т. 41, 8.

Красовская И. В. Разработка приемов заражения семян дуба микоризными грибами в засушливых условиях.— Тр. компл. науч. экспедиций по вопр. полезащитного лесоразведения. М., 1952, т. 2, вып. 2, с. 107—128.

Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. М., 1955, с. 110—114.

Крутов В. И., Кивиниеми С. Н., Савченко Т. Г. Динамика влажности древесины и микрофлора осины и березы, обработанных 2,4-Д (C_6H_4 — C_6H_5).— В сб.: Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы лиственных-сосновых молодняков. Петрозаводск, 1976, с. 51—57.

Куликова В. К., Морозова Р. М. Водно-тепловой режим почв и динамика элементов минерального питания в словых лесах.— В сб.: Почвенные исследования в Карелии. Петрозаводск, 1974, с. 104—118.

Курсанов Л. И. Микология. М., 1940.

Лагутина А. И. Рост и развитие семян лиственницы в зависимости от предшественников.— Тр. Казах. НИИ лесн. хоз-ва, 1970, 7, с. 187—190.

Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л., 1967, 303 с.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., 1953, 232 с.

Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., 1971, 215 с.

Лобанов Н. В. Формирование эктогифных микориз на корнях

деревьев в течение вегетационного периода.— ДАН СССР, 1949, т. 64, № 4, с. 579—581.

Логинова В. Г. О динамике микоризообразования у сеянцев сосны и лиственницы в условиях центрального Предуралья.— Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1966, вып. 39, с. 3—22.

Логинова В. Г. Влияние влажности почвы на микоризообразование у сеянцев хвойных пород.— Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1970, 80, с. 67—71.

Лопатин В. Д. Ель на березе.— Природа, 1959, 10.

Лопатин В. Д., Зайкова В. А. Метод определения координат в системе эколого-фитоценологических рядов и использование его при изучении лугов.— В сб.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., 1972, с. 47—53.

Лусникова А. А., Селиванов И. А. Опыт синтеза микоризы у *Betula pendula* Roth.— Учен. зап. Перм. пед. ин-та, 1970, вып. 80, с. 72—80.

Львова Л. С. Токсичность некоторых плесеней — вредителей «вялого» плесневения.— Докл. Моск. с.-х. акад. 1965, вып. 102.

Мантуровская Н. В., Сизова Т. П. Взаимодействие проростков ели и почвенных грибов.— Микол. и фитопатол., 1967, 1, 6, с. 500—503.

Мелик-Хачатрян Д. Г., Вартапетян. Антагонистическая активность мицелия *Oudemansiella radicata* (Rehm. ex Fr.) Sing. в отношении микрофиллов.— Микол. и фитопатол., 1977, т. 11, 2, с. 166—168.

Мелик-Хачатрян Д. Г., Абрамян Д. Г. Влияние водных экстрактов карпофоров агариковых грибов на рост кукурузы.— Микол. и фитопатол., 1969, 3, 1, с. 21—27.

Мелик-Хачатрян Д. Г., Абрамян Д. Г. К вопросу изучения активности водных экстрактов карпофоров агариковых грибов в отношении бактерий.— Учен. зап. Ереванского ун-та. Естественные науки, 1969 а, № 1, с. 132—136.

Мехтиев С. Я. Микрофлора дерново-подзолистых почв и влияние на нее некоторых примесей вспашки. Автореф. канд. дис. М., 1954.

Мехтиева Н. А., Раджабова А. А., Гасанова С. Т. Антагонистические взаимоотношения между почвенными гидромикстами и нематодами.— Микол. и фитопатол., 1977, 11, 5, с. 385—392.

Мирчиник Т. Г. О грибах, обуславливающих токсичность дерново-подзолистой почвы различной степени окультуренности.— Микробиология, 1957, т. 26, вып. 1, с. 78.

Мирчиник Т. Г. Распространение грибов — токсинообразователей в некоторых типах почв и образование токсинов в естественных условиях.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., 1963.

Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И. Эколого-географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов. Факторы, определяющие размножение микроскопических грибов в почве.— Изв. АН СССР, сер. биол. 1960, № 5.

Мозер М. Искусственное заражение грибами лесных растений.— В кн.: Микориза растений. М., 1963, с. 280—305.

Мордась А. А., Шубин В. И. Рост и микоризообразование у сеянцев хвойных пород при разной норме высева семян и внесении удобрений в питомниках.— В кн.: Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве Европейского Севера СССР. Л., 1971, с. 46—56.

Наумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.—Л., 1937. 472 с.

Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М., 1954.

Несгрудский С. Ф. Корневая губка. М., 1973. 198 с.

Нездоймино Э. Л. Шляпочные грибы некоторых еловых и сосновых лесов Ленинградской области.— Микол. и фитопатол., 1967, т. 1, вып. 2, с. 151—157.

Нечаев А. П. Роль животных в возобновлении ели аянской на валее.— В кн.: Растительн. и животн. мир Дальн. Вост. Хабаровск, 1975.

Орлов А. Я. Наблюдения над сосущими корнями ели (*Picea excelsa* Link.) в естественных условиях.— Бот. журн., 1957, т. 48, № 8, с. 1172—1181.

Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М., 1971. 323 с.

Орлова А. А., Голодная С. Л. Пособие по фитопатологическому анализу семян древесных и кустарниковых пород. М., 1959. 143 с.

Островерхова-Плотникова Г. П. Обитатели высших базидиальных грибов.— Учен. зап. Томского ун-та, 1965, 51, с. 105—111.

Островерхова Г. П. Съедобные грибы Томской области и вредящие им насекомые.— Тр. Томского отд. МОИП, 1966, вып. 19, с. 53—57.

Островерхова Г. П. О фауне насекомых белого гриба (*Boletus edulis* Fr.) в Западной Сибири. — В сб.: Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, 1972, с. 76—78.

Панасенко В. Т. Экология почвенных грибов.— Микробиология, 1944, № 13.

Пашон Ж., Баржак Г. Почвенная микробиология. М., 1960. 560 с.

Плотникова Г. П. Грибные комары (Diptera, Fungivoridae) — обитатели высших базидиальных грибов в Западной Сибири.— Учен. зап. Томского ун-та, 1964, 49, с. 168—171.

Попов Л. В., Шубин В. И. К проблеме изучения микотрофии древесных пород Сибири. — Тр. Вост.-Сиб. филиала. Серия биол., 1961, 37, с. 72—80.

Рахтеенко И. Н., Крот Л. А. О продолжительности жизни физиологически активных корней древесных пород.— В сб.: Рост и устойчивость растений. Киев, 1965, вып. 1, с. 121—126.

Рейнер М., Нельсон-Джонс. Роль микориз в питании деревьев. М., 1949. 236 с.

Рий В. Ф. Использование удобрений и микотрофии при выращивании сеянцев и саженцев (в условиях Брянского учебно-опытного лесхоза). Автореф. канд. дис. Брянск, 1970. 22 с.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М., 1967. 275 с.

Родионова С. В. Макромицеты древесины и подстилки сосновых боров заповедника «Кивач». — Тр. гос. зап. «Кивач». Петрозаводск, 1973, вып. 2, с. 3—10.

Родионова С. В. Микрофлора сляжиков черничных южной Карелии и ее роль в процессах минерализации хвойного опада. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1970, 23 с.

Романкова А. Г. О микрофлоре подзолистых почв различных географических районов СССР.— Вестн. ЛГУ, 1951, № 1.

Романкова А. Г. Распространение грибов и бактерий в почвах Ленинградской области. — Вестн. ЛГУ, 1953, № 7.

Романкова А. Г. О микрофлоре подзолистых почв различных географических районов СССР.— Вестн. ЛГУ, 1954, № 1.

Рунов Е. В., Валеева С. А. Микробиологическая характеристика лесных почв тайги Вологодской области.— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, т. 52, с. 230—262.

Салеев Р. К. Анатомическое строение корневых окончаний взрослой сосны и ход формирования на них микориз.— Бот. журн., 1958, 43, 6, с. 869—876.

Салаяев Р. К. Анатомическое строение корневых окончаний и ход формирования микоризы ели. — Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 1959, № 3, с. 80—87.

Салаяев Р. К. О микотрофном питании древесных растений. — Тр. Карельск. фил. АН СССР, 1964, вып. 37, с. 110—123.

Самцевич С. А. О значении экто-эндотрофных микориз в питании древесных растений. — Тр. конфер. по микотрофии раст. М., 1955, с. 149—168.

Сахарова А. В. К фауне грибных комаров (Diptera, Mycetophilidae) Московской области. — Энтомол. обозрение, 1977, т. 56, № 1.

Селиванов И. А. Вопросы терминологии и классификации микориз и микоризоподобных образований. — Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1973, т. 112, с. 3—44.

Селиванов И. А. Материалы к познанию физиологии и экологии микотрофного способа питания растений. — Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1975, 141, с. 3—32.

Сибирякова М. Д. Полезная роль почвенной мезофауны в лесу. — Лесн. журн., 1969, № 2, 160 с.

Сизова Т. П. Некоторые закономерности распределения почвенных грибов. — Микол. и фитопатол., 1977, 11, 5, с. 377—381.

Сизова Т. П., Итаскава Э. А. К вопросу о динамике микрофлоры ризосферы березы. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1956, 61, № 6.

Сирко А. В., Степанова Н. Г. Дереворазрушающая способность и рост мицелия некоторых видов базидиальных грибов. — Лесоведение, 1977, № 3, с. 12—19.

Ситникова И. А. О формировании микориз на корнях древесных пород в течение вегетационного периода в Приморском крае. — Сообщ. Дальневосточного филиала АН СССР, 1952, вып. 5.

Славкина Т. И. Микориза семян хвойных и ее развитие в условиях Ботанического сада АН УзССР. — В сб.: Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1963, с. 105—122.

Смирнов А. М. Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре. М., 1970. 455 с.

Соколов А. И. К вопросу о сохранности семян сосны в почве при осенних посевах в питомниках. — В кн.: Повышение эффективности лесовосстановительных мероприятий на Севере. Петрозаводск, 1977, с. 5—13.

Софронова Г. И., Трубино Г. И., Шредерс С. М., Макаревский М. Ф. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны обыкновенной. — В сб.: Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978.

Стебаева С. К. Ногохвостки (Collembola) безлесных ландшафтов Алтая-Саянской горной системы. Автореф. канд. дис., 1967, М., 32 с.

Степанова О. А. Грибы на порубочных остатках в еловых лесах Ленинградской области. — Микол. и фитопатол., 1975, 9, 1.

Степанова О. А. О разложении разновозрастной древесины базидиальными грибами. — Микол. и фитопатол., 1972, 7, 2, с. 105—111.

Степанова Н. Т., Сирко А. В. Энергетический баланс веществ при разрушении древесины сосны базидиальными грибами. — В сб.: Современные успехи микологии и лихенологии в Советской Прибалтике. Тарту, 1974, с. 155—158.

Степанова Н. Т., Сирко А. В. Баланс веществ при разрушении древесины березы грибом *Coriobus versicolor* (Fr.) Quel. — Экология, 1975, № 2.

Суворов П. А. Взаимодействие разных штаммов ложного трутовика

(*Fomes igniarius* (Fr.) Kieckx.) между собой и с другими грибами при совместном культивировании. — Микол. и фитопатол., 1970, 4, 1, с. 13—18.

Суворов П. А. Дереворазрушающая способность ложного трутовика *Fomes igniarius* (Fr.) Kieckx. — Микол. и фитопатол., 1967, 1, 6, с. 161—171.

Сычева З. Ф. Типы микоризы и их распространение. Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1952.

Сычева З. Ф. Влияние условий местообитания на характер эктотрофной микоризы у некоторых растений. — Тр. Карельского ФАН СССР, 1964, вып. 37, с. 138—146.

Титов Ю. В. Явление токсикоза подзолистой почвы в чистом густом еловом молодняке. — В кн.: Пробл. ботаники, Л., 1969, т. 11, с. 229—236.

Тихонова З. Е. К вопросу о микрофлоре ризосферы сосны на выработанных торфяниках. — Учен. зап. Горьковск. пед. ин-та, 1966, вып. 57.

Торев А. К. Высшие шляпочные грибы как источник физиологически активных веществ для растений. — Докл. ТСХА, 1961, вып. 70.

Трембач О. Г. Рост и образование мицелия различными штаммами *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. — В сб.: Высшие грибы и их физиологически активные соединения. Л., 1973, с. 19.

Трембач О. Г. Целлюлолитическая и дереворазрушающая способность различных штаммов *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. — Микол. и фитопатол., 1974, 8, 2, с. 135—138.

Трибунская А. Я. Изучение микрофлоры ризосферы семян сосны. — Микробиология, 1955, т. 24, вып. 2.

Трибунская А. Я. Микотрофия семян и подроста сосны в Свердловской области. — Сб. тр. по лесн. хоз-ву. Уральск. лесотехн. ин-т. 1959, вып. 5, с. 83—89.

Трубецкова О. М., Михалевская О. Б. О сезонности развития микоризы дуба. — Тр. конфер. по микотрофии раст. М., 1955.

Федорова А. И. Предпосевная обработка семян хвойных пород регуляторами роста и витаминами. — Лесное хоз-во, 1971, № 5, с. 50—51.

Халидов А. Б. К характеристике энтомофауны шляпочных грибов в Татарской АССР. — В сб.: Эколого-морфол. исслед. беспозвоночных. Казань, 1976, с. 48—58.

Харли Д. Биология микоризы. — В сб.: Микориза раст. М., 1963.

Христорозов В. Микоризообразование при млади белвории фиданки с различн происход под влияние на минералното торене. Горско стопанство, 1975, 31, № 9, с. 28—32.

Церлинг Г. И. Микориза лиственницы и ее влияние на рост и состояние семян в условиях карбонатных черноземов Заволжья. — Микробиология, 1958, т. 27, вып. 4.

Церлинг Г. И. Микоризообразование у лиственницы в условиях черноземных почв Заволжья и приемы его стимулирования. — Микробиология, 1960, т. 29, вып. 3, с. 401—407.

Частухин В. Я. Интродукция микоризных грибов в лесные полосы Воронежской области. — Тр. компл. науч. экспед. по вопр. ползащитн. лесоразведения. М., 1952, т. 12, вып. 2, с. 136—146.

Частухин В. Я. Динамика микоризообразования на корнях дубков в лесных ползащитных полосах. — Тр. Ин-та леса АН СССР, 1954, т. 16, с. 178—191.

Частухин В. Я. О биологии и экологии грибов-микоризообразователей. — Тр. конфер. по микотрофии растений. М., 1955, с. 89—104.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., 1969. 325 с.

Черемиснов Н. А., Негруцкий С. Ф., Лешковцева И. И. Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников. М., 1970. 392 с.

Шемаханова И. М. Микотрофия древесных пород. М., 1962. 376 с.

Шиврина А. И. Биологически активные вещества высших грибов. М.—Л., 1965. 198 с.

Широких П. С. О химической природе веществ плодовых тел белого гриба, стимулирующих рост некоторых высших растений.—Тр. Омского пед. ин-та, 1974, вып. 79, с. 87—94.

Штеренберг П. М. Микориза древесной растительности в степи.—Агробиология, 1949, № 6.

Шубин В. И. Влияние различных способов обработки почвы на микрофлору и лесовозобновление. Автореф. канд. дис. Л., 1956. 15 с.

Шубин В. И. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате.—Тр. Карельского фил. АН СССР, 1957, вып. 7, с. 127—133.

Шубин В. И. Особенности распространения фузариоза сосны на вырубках Карелии.—Тр. Карельского филиала АН СССР. 1962, вып. 34, с. 141—146.

Шубин В. И. Наблюдения за распространением *Laccaria laccata* (Fr.) Cooke.—Бот. журн., 1964, т. 49, № 9, с. 1305—1310.

Шубин В. И. Влияние удобрений на микоризность однолетних сеянцев сосны в питомниках на песчаных почвах.—В кн.: Плодородие почв Карелии. М.—Л., 1965, с. 171—182.

Шубин В. И. Микоризообразование у сеянцев сосны на осушенных переходных болотах.—Учен. зап. Пермск. пед. ин-та, 1968, 64, с. 242—246.

Шубин В. И. Плодоношение и урожайность съедобных грибов в спелых лесах южной Карелии.—В сб.: Лесные растительные ресурсы южной Карелии. Петрозаводск, 1971, с. 111—124.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород и ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л., 1973. 264 с.

Шубин В. И. К экологии *Corticium bicolor* Persk. в лесах Европейского Севера. Систематика, экология и физиология почвенных грибов.—Материалы I республиканской конференции. Киев, 1975, с. 93—94.

Шубин В. И., Данилевич В. М. Микрофлора почв основных типов вырубок южной Карелии.—В кн.: Плодородие почв Карелии. М.—Л., 1965, с. 159—170.

Шубин В. И., Данилевич В. М. Изменение микрофлоры почвы лесных питомников под влиянием удобрений.—В кн.: Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск, 1971 а, с. 235—250.

Шубин В. И., Данилевич В. М. Микрофлора почвы осушенных осоково-сфагновых переходных болот и влияние на нее агротехнических мероприятий. Там же, 1971 б, с. 251—264.

Шубин В. И., Данилевич В. М., Еремеева Л. В. Влияние частичной стерилизации почвы на ее микрофлору и микоризообразование у сосны в лесных питомниках.—В кн.: Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве Европейского Севера СССР. Л., 1971, с. 111—125.

Шубин В. И., Попов Л. В. Исследования по вопросу агротехники лесных культур на концентрированных вырубках в южной Карелии.—Тр. Карельского фил. АН СССР, 1959, вып. 16, с. 47—81.

Эглите А. К. Опыт работы по микоризации сосны.—Тр. конфер. по микотрофии раст. М., 1955, с. 194—203.

Эглите А. К. Роль микоризы и агротехники при облесении малоплодородных почв.—Тр. Ин-та лесохозяйственных проблем. Рига, 1956.

A h r e n s G. R., R e i d C. P. F. - *Canad. J. Bot.*, 1973, v. 51, N 5, p. 1029 - 1035.

B a r n e t t J. - *Tree planter's notes*, 1976, 27, 3, p. 17 - 19.

B j ö r k m a n E. - *Symb. Bot. Upsaliens.*, 1942, 6, 2, S. 1 - 190.

B j ö r k m a n E. - *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1949, 43, N 2-3, p. 223 - 286.

B j ö r k m a n E. - *Forstwiss. Cbl.*, 1956, 75, 9 - 10, S. 265 - 285.

B j ö r k m a n E. - *Plant and soil*, 1970, 32, p. 589 - 610.

B j ö r k m a n E. - *Studia forestalia Suecica*, 1970, N 83, p. 1 - 24.

B l o o m b e r g W. J. - *Canad. J. Bot.*, 1966, 44, N 4, p. 413 - 420.

B o u l l a r d B. - *Rev. forest. franc.*, 1964, 16, N 2, 140 - 143.

B o u l l a r d B. - *Bull. Assoc. France étude sol.*, 1965, 3, 123 - 139.

B r a u n s A. *Praktische Bodenbiologie*. 1968, 470 S.

B r o w n R. T., M i k o l a P. - *Acta Forestalia Fennica*, 1974, 141, p. 23.

B u r g e f f H. - *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1956, 69, N 1 - 6, S. 257 - 262.

B u r l a n H., B ä c h l i G. - *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, 1968, 113, N 4, S. 311 - 336.

B u x t o n F. A. - *Ent. mon. Mag.*, 1960, 96, p. 61 - 93.

G a n z a n e l l i A. - *Comment. Pontif. Accad. Sci.*,

1941, 5, p. 211 - 282.

Catalfomo P., Trappe J. M. - Northwest Sci., 1970, 44, N 1, p. 19 - 21.

Cervek S. - IV Colloquium pedobiologiae. Paris, 1971, p. 69 - 73.

Clement A., Garbaye I., Le Facon F. - Oecol. plant., 1977, 12, N 2, p. 111 - 131.

Cromer D. A. - Bull. For. Bur. Aust., 1935, 16, p. 1 - 19.

Dely-Draskovits A. - Rovart. kozl., 1974, 27, 1, S. 29 - 41.

Dely-Draskovits A. - Ann. Nat - Hist. Mus. Nat. Hung. 1976, 68, 191 - 194.

Dely-Draskovits A. - Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 1972 a, 18, N 1 - 2, S. 7 - 21.

Dely-Draskovits A. - Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 1972 b, 18, N 3 - 4, p. 283 - 290.

Dely-Draskovits A., Babos M. - Folia Ent. Hung., 1976, 29, 1, S. 23 - 28.

Dely-Draskovits A., Mihalyi L. - Hist. Nat. Hung., 1972, 64, p. 323 - 329.

Dely-Draskovits A., Papp L. - Rovart. Kozl., 1973, 26, 1, p. 21 - 29.

Dominik T., Madej T. - Prace Inst. badawcz. lesn., 1963, 257 - 263.

Dominik T., Majchrowicz J. - Ekol. polska, 1967, A 15, N 3, p. 75 - 90.

Edwards F. W. - Trans. Ent. Soc. London, 1925, p. 505 - 662.

Eisfelder J. - Z. f. Pilzkunde, 1955, 18 - 19, S. 1 - 5, 12 - 20.

Eisfelder J. - Z. f. Pilzkunde, 1956, 22, 4, S. 108 - 117.

Eisfelder J. - Z. f. Pilzkunde, 1960, 26, S. 86 - 93.

Eisfelder J. - Z. f. Pilzkunde, 1957, 23, S. 1 - 5.

Farahat A. Z. - Pedobiologia, 1966, Bd., 6, H. 3/4, p. 258 - 269.

Fassi B., Fontana A. - Allionia (Turin), 1965, 12, p. 47 - 53.

Fassi B., Fontana A., Trappe T. - Mycologia, 1969, 61, 2, p. 412 - 414.

Fontana A., Luppi A.M. - Allionia (Turin), 1966, 12, p. 39 - 46.

Froidevaux L. - Schweiz. Z. Forstw., 1972, 123, N 12, p. 855 - 856.

Froidevaux L. - Schweiz. Z. Forstw., 1975, 126, N 1, p. 65 - 66.

Froidevaux L., Amiet R. - Europ. J. Forest. Pathol., 1974, 4, N 4, p. 245 - 248.

Frömming E. - Biol. Zentrbl., Bd. 75, 1956, S. 705-711.

Göbl F. - Mitt. Förestl. Bundes - Versuchsanst. Wien, 1967 a, N 75, S. 335 - 356.

Göbl F. - Schweiz. Z. Forstwes., 1967 b, 118, 5, S. 282-293.

Göbl F. - Schweiz. Z. Forstwes., 1968, 119, N 2, S.

148 - 150.

G o g a l a N. - Rozpr. Slov. akad. znan. in umeth. Razz prirodoisl in med. Vede. Odd prirodoisl. Vede, 1971, 14, N 5, 82.

G r a b o w s k i E. - Las polski, 1958, 32, 6, p. 11 - 14.

H a c k m a n W. - Not. entomol., 1976, 56, 4, S. 129 - 134.

H a c s k a y l o E. - Mycologia, 1953, 45.

H a c s k a y l o E. - Forest Sci., 1965, 11, 4, p. 401 - 404.

H a n d l e y W.R.C., S a n d e r s C.J. - Plant and soil, 1962, v. 16, N 1, p. 42 - 61.

H a t c h A.B. - Black Rock Forest Bull., 1937, 6, p. 1 - 127.

H e p t i n g G.H. - Virginia J. Sci., 1962, 13, 3, p. 123 - 134.

H y p p e l A. - Studia forest. Suecica, 1968, 64, p. 1 - 16.

K a t z n e l s o n H., R a u a t t J.W., P e t e r s o n E. A. - Mykorrhizasymposium. Weimar, 1960, Jena, 1963. S. 273 - 278.

K r u p a S., N y l u n d J.E. - Europ. J. Forest Pathol. 1972, 2, N 2, p. 88 - 94.

K ü h n e l t W. - Bodenbiologie, 1950, 368 s.

K ü h n e l t W. - In : Soil organisms, 1963, S. 281 - 289.

L a i h o O. - Acta forest. Fennica, 1970, 106, 74.

L u n d e b e r g G. - Svensk Botan. Tidskr., 1968, 62, p. 249 - 255.

L u n d e b e r g G. - Studia forest. suec., 1970, N 79,

p. 95.

L u t e r e k D. - Pr. Kom. Nauk. roln. i lesn. Poznan, 1969, 28, S. 185 - 230.

L a i h o O., M i k o l a P. - Acta forest. Fennica, 1964, 77, N 2, p. 1 - 34.

M a r x D.H. - Phytopathology, 1970, 60, 10, p. 1472 - 1473.

M a r x D.H. - Proc. of the First North Amer. Conf. on Mycorrhizae. USA, 1971, p. 81 - 93.

M a r x D.H. - Phytopathology, 1973, 63, N 1, p. 18 - 23.

M a r x D.H. - Forest Sci. 1976, 22, N 1, p. 13 - 20.

M a r x D.H., B r a y a n W.C. - Forest Sci., 1971, 17, N 1, p. 37 - 41.

M a r x D.H., H a t c h A.B., M e n d i c c i n o J.F. - Canad. J. Bot., 1977, v. 55, N 12, p. 1569 - 1574.

M a r x D.H., Z a k B. - Forest Sci., 1965, 11, N 1, p. 66 - 75.

M a r x D.H., D a v e y C.B. - Nature, 1967, 213, N 5081, p. 1139.

M a r k s G.C., F o s t e r C. - Austral. forestry, 1967, 31, 3, p. 193 - 210.

M a r x D.H., D a v e y C.B. - Phytopathology, 1969, 59, p. 559 - 565.

M a r x D.H. - Forest Sci., 1976, v. 22, 1, p. 13 - 20.

M a t h u r S.V. - Plant and Soil, 1970, 33, N 3, p. 717-720.

M a v e r R., U l r i c h B. - Water, Air, and Soil Pollution., 1977, 7, N 3, p. 409 - 416.

M e j s t r i k V. - New Phytol., 1970, 69, N 2, p. 295 -

- Mejstrik V. - Plant and Soil, 34, N 3, 1971, p. 753-756.
- Mejstrik V. - New Zealand J. of Bot., 1972, 10, 2, p. 243 - 253.
- Mejstrik V., Krause H. - New Phytol., 1973, 72, N 1, p. 137 - 140.
- Melin E. - Mykol. Untersuch. und Ber. 1923, 2, S. 73-331.
- Melin E. - In: Eine ökologisch - physiologische Studie. Jena, 1925, S. 152.
- Mendes M.A. - Aebas 3 Congr. Uniaofitopatol. mediter qeiras, 1972, p. 321 - 226.
- Meyer F.H. - Mykorrhiza. - Intern. Mykorrhizasymp, Weimar, 1960.
- Mignolet R. - Comptes rendus du IV Collog. pedobiol. Paris, 1971, p. 155 - 163.
- Mikola P., Laiho O. Mycorrhizal relations in the raw humus layer of northern spruce forests. Helsinki, 1962, 13 s. (Comm. Inst. Forest. Fenn. 55. 18).
- Modes O. - Symbol. Bot. Upsal., 1941, 5, N 1, 147 S.
- Müller G. - Zool. Jb. Syst., 1959, 87, S. 231 - 256.
- Murata V. - НИХОМ КИНГАККАЙ КАЙХО, Trans. Mycol. Soc. Jap., 1971, 12, N 3 - 4, p. 117 - 125.
- Neal J.L., Bollen W.B., Zak B. - Canad. J. Microbiol., 1964, 10, N 2, p. 259 - 265.
- Nelson C.D. - In: The Formation of wood in forest trees. New York, Acad. Press, 1964, p. 243 - 257.
- Norkrans B. - Simb. Bot. Ups., 1950, 11, N 1, p. 1-

- Oswald E.T., Ferchau H.A. - Plant and Soil, 27, N 1, 1968, p. 187 - 192.
- Pachlewski R. - Prace inst. bad. lesn., 1968, N 365, S. 173 - 187.
- Pachlewski R., Pachlewska J. - Pr. Inst. bad. lesn., 1971, N 395 - 397.
- Papp L. - Ann. Nat. Mus. Nung, 1973, 64, p. 315 - 317.
- Park J. - Canad. J. of Botany, 1970, 48, 7, p. 1339 - 1341.
- Pümpel B., Göbl F., Traugott W. - Europ. J. Forest., 1975, 5, N 2, S. 83 - 97.
- Ralston D.B., McBride R.P. - Plant and Soil, 1976, 45, N 2, 493 - 507.
- Rambelli A. - Ann. Inst. Pasteur, 1966, III, 3, suppl.
- Rambelli A. - Ann. Acad. ital sci. forest., 1970, 19, p. 393 - 421.
- Rambelli A. - Ectomycorrhizae, Their ecol. and Physiol. New York - London, 1973, p. 299 - 349.
- Reddy M.A., Khan S.N., Dobriyal N.D. - Indian Forest., 1976, 102, N 7, p. 463 - 471.
- Redhead I.F. - Trans. Brit. Mycol. Soc., 1968, 51, N 3-4, p. 377 - 387.
- Richards B.N. - Nature, 1961, 190, N 4770, p. 105 - 106.
- Richards B.N. - Soil Biol. and Biochem., 1973, 5, N 1, p. 149 - 152.
- Richard C., Fortin A. - Canad. J. Forest Res., 1971, 1, N 4, p. 246 - 251.
- Richards B.N., Wilson G.L. - Forest Sci., 1963,

9, N 4, p. 405 - 412.

R i f f l e J.W. - Phytopathology, 1967, 57, N 6, p. 541-544.

R o b e r t s o n N.E. - New Phytologist, 1954, 53, 2, p. 253 - 283.

R o b i n s o n R.K. - J. Ecol., 1972, 60, N 1, p. 219 - 224.

R y p a c e k V. - Int. Mykorrhizasymposium. Weimar, 1960. Jena 1963, S. 233 - 239.

S c h u s t e r R. - Z. Morph. u. Ökol. Tiere. 1956, 45, S. 1 - 33.

S c h w e e r s W., M e y e r E.H. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1970, Bd. 83, H. 3/4, S. 109 - 119.

S h e r e e f G.M. - Comptes rendus du IV Collog. pedobiol. Paris, 1971, p. 163 - 177.

S i n c l a i r W.A. - Forest Sci., 1964, 20, N 1, p. 57 - 63.

S l a n k i s V. - In : Ectomycorrhizae. Their ecology and physiology. New York - London, 1973, p. 231 - 298.

S t a c k R.W., S i n c l a i r W.A. - Phytopathology, 1975, 65, 4, p. 468 - 472.

S t a c k R.W., S i n c l a i r W.A., L a r s e n A.D. - Mycologia, 1975, 67, N 1, p. 167 - 170.

S t o n e E.L. - Proc. Soil Soc. Am., 1950, 14, p. 340 - 345.

S u m m e r f i e l d R.J. - Plant and Soil, 1972, 37, N 3, p. 691 - 693.

T h e o d o r o u C., B o w e n C.D. - Austral. Forest, 1970, 34, N 3, p. 183 - 191.

178

T h e o d o r o n C., S k i n n e r M.F. - Austral. Forest Res., 1976, 7, N 2, p. 53 - 58.

T r a p p e J.M., S t r a n d R.F. - Forest Sci., 1969, 15, 4, p. 381 - 389.

W i l d e S.A. - Soil Sci., 1954, 78, 1, p. 23 - 31.

V a n c u r a V., S t o t z k y G. - Canad. J. Bot., 1976, 54, N 5 - 6, p. 518 - 532.

V o z z o J.A., H a c s k a y l o E. - Mycologia, 1962, 53, p. 538 - 539.

U h l i g S.K. - Wiss. Z. Techn Univ. Dresden, 1973, 22, N 2, S. 393 - 395.

W a l l w o r k J.A. - In Soil biology, 1967, p. 363 - 395.

Z a k B. - Ann. Rev. Phytopathology, 1964, 2, p. 377 - 392.

Z a k B. - In : Ectomycorrhizae. Their ecology and physiology. New York, Acad. press, 1973, N 10, p. 43 - 78.

Список
видов грибов, упомянутых в тексте на русском языке

Белый гриб — *Boletus edulis* f. *edulis*
Березовик обыкновенный — *Leccinum scabrum* (Fr.) S. F. Gray f. *scabrum*
Валуй ложный — *Russula foetens* (Fr.) Fr.
Вешенка обыкновенная — *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm.
Волнушка белая — *Lactarius pubescens* (Krombh.) Fr.
Волнушка розовая — *Lactarius torminosus* (Fr.) S. F. Gray
Волоконница гребенчатая — *Inocybe lacera* (Fr.) Kumm.
Гигрофор бурый — *Hygrophorus hypothecius* (Fr.) Fr.
Говорушка серая — *Clitocybe nebularis* (Fr.) Kumm.
Горькуша — *Lactarius rufus* (Fr.) Fr.
Груздь черный — *Lactarius necator* (Fr.) Karst.
Дождевик шиповатый — *Lycoperdon perlatum* Pers.
Ежовик желтый — *Hydnum repandum* Fr.
Ежовик пестрый — *Sarcodon imbricatus* (Fr.) Karst.
Еловая губка — *Phellinus pini* var. *abietis* (Karst.) Pilat

Желчный гриб — *Tylopilus felleus* (Fr.) Karst.
 Козляк — *Suillus bovinus* (Fr.) O. Kuntze
 Колпак кольчатый — *Rozites caperatus* (Fr.) Karst.
 Корневая губка — *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst.
 Лаковица розовая — *Laccaria laccata* (Fr.) Bk. et Br. var. *roseola* (Fr.) Sing.
 Лисичка ложная — *Hygrophoropsis aurantiaca* (Fr.)
 Лисичка настоящая — *Cantharellus cibarius* Fr.
 Масленок зернистый — *Suillus granulatus* Fr. O. Kuntze
 Масленок лиственничный — *Suillus grevillei* (Klotzsch.) Sing.
 Масленок поздний — *Suillus luteus* (Fr.) S. F. Gray
 Млечник вялый (блескый) — *Lactarius vietus* (Fr.) Fr.
 Мокруха еловая — *Gomphidius glutinosus* (Fr.) Fr.
 Мокруха охристая — *Gomphidius rutilus* (Fr.) Lundell
 Мокруха розовая — *Gomphidius roseus* (Fr.) Karst.
 Моховик желто-бурый — *Suillus variegatus* (Fr.) O. Kuntze
 Моховик зеленый — *Xerocomus subtomentosus* (Fr.) Quel.
 Мухомор красный — *Amanita muscaria* (Fr.) Hooker
 Мухомор серо-розовый — *Amanita rubescens* (Fr.) S. F. Gray
 Навозник — *Coprinus* sp.
 Опенок летний — *Kuchneromyces mutabilis* (Fr.)
 Опенок луговой — *Marasmius oreades* (Fr.) Fr.
 Опенок осенний — *Armillariella mellea* (Fr.) Karst.
 Осинник желто-бурый — *Leccinum testaceo-scabrum* (Secc.) Sing.
 Паутинник коричневый — *Dermycybe cinnamomea* (Fr.) Wünsche
 Петушок коричневый — *Peziza badia* Pers.
 Подгруздок белый — *Russula dilica* Fr.
 Рыжик сосновый — *Lactarius deliciosus* (Fr.) S. F. Gray f. *pini*
 Рядовка землисто-серая — *Tricholoma terreum* (Fr.) Kumm.
 Свиноушка толстая — *Paxillus atrotomentosus* (Fr.) Fr.
 Свиноушка тонкая — *Paxillus involutus* (Fr.) Fr.
 Строчка Горнеманна — *Stropharia Hornemannii* (Fr.) Lundell
 Строчка обыкновенная — *Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr.
 Сыроежка болотная — *Russula paludosa* Britz.
 Сыроежка зеленая — *Russula aeruginea* Lindblad sp. Fr.
 Сыроежка красная — *Russula xerampelina* (Secc.) Fr.
 Телефора земляная — *Thelephora terrestris* Fr.
 Трутовик настоящий — *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Gill.
 Трутовик окаймленный — *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst.
 Чесночник — *Marasmius scorodonus* (Fr.) Fr.
 Шампиньон лесной — *Agaricus silvaticus* Secc.

РЕФЕРАТЫ

УДК 634.9:631.847.3

Вопросы микоризообразования в связи с взаимоотношениями почвенных микроорганизмов, задачи исследований. Шубин В. И. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 5—31.

Рассмотрены особенности микрофлоры почвы, спермосферы и ризосферы древесных пород и указывается на необходимость изучения взаимоотношений эдификаторов микрофлоры с микоризными грибами. Показано слабое развитие исследований данной проблемы и ее большое значение для научного обоснования мероприятий по использованию микотрофии в практике таежного лесоводства. Определены перспективные для искусственной микоризации виды грибов и пути исследований микотрофии в связи с особенностями искусственного лесовосстановления на Севере.

УДК 634.9:631.847.3+631.46:592

Взаимоотношения почвенных беспозвоночных с макро- и микромицетами. Козловская Л. С. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 31—36.

Исследовались взаимоотношения энхитреид, личинок сциарид и коллембол с мицелием микоризообразующих грибов и тремя видами микроскопических. Установлено, что беспозвоночные активно влияют на формирование сообщества высших грибов в почве и на содержание в ней микроскопических грибов. В свою очередь высшие и низшие грибы через выделения продуктов обмена веществ могут вызывать развитие или подавление тех или иных групп беспозвоночных.

УДК 634.9:631.847.3+595.77

О двукрылых насекомых, связанных с грибами сем. Boletaceae в Карелии. Яковлев Е. Б. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 36—45. рис.— 1.

Приводятся результаты опытов по выведению имаго двукрылых насекомых из заселенных личинками карпофоров грибов сем. Boletaceae в июне—октябре 1977 г. Установлено, какие семейства двукрылых составляют основу данных энтомокомплексов. На примере типичных мицетофагов — *Muscetophiloidea* — выявлена определенная избирательность насекомых к отдельным видам рассматриваемых грибов, как субстрату для развития личинок.

УДК 634.9 : 631.847.3 + 582.28

О взаимоотношениях микоризных грибов между собой и с грибами других экологических групп. Кивиниemi С. Н. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 45—64, рис.—4.

Изучались взаимоотношения микоризных грибов между собой и с видами рр. *Penicillium* и *Fusarium*. Из микоризных грибов следует отметить лаковицу розовую, которая нарастала на колонии всех испытанных видов микоризных и сапрогифных грибов. По отношению к пенициллам лаковица проявила не только фунгистатическое, но и фунгицидное действие. Мицелий лаковицы нарастал на большинство из 13 испытанных видов рода фузариум. Антагонистами *Fusarium oxysporum* являются масленок поздний и моховик желто-бурый. Взаимоотношение микоризных и патогенных грибов зависят от величины рН среды.

УДК 582.475 : 634.956.2

Влияние стерилизации на всхожесть и зараженность микроорганизмами семян сосны обыкновенной. Соколов А. И. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 64—70.

Приведены результаты опытов по стерилизации семян сосны в растворах сулемы, перекиси водорода, хлорной извести, хлорамина и спирта. Для обеззараживания семян рекомендуется использовать 0,1%-ный раствор сулемы, 5%-ные растворы хлорной извести и хлорамина. Подчеркивается низкая эффективность спирта как дезинфицирующего средства.

УДК 634.9 : 631.847.3 + 582.28

Влияние рН среды на рост микоризных и сапротрофных грибов. Еремеева Л. В. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 70—81, рис. 5.

Выявлены различия в росте грибов при разных значениях рН среды. Лаковица розовая и волоконница гребенчатая хуже росли при крайних (3,5 и 7,5) значениях рН среды, тогда как моховик зеленый и строчок обыкновенный слабо реагировали на изменение рН. В процессе роста грибы подщелачивают кислые и подкисляют слабокислые и нейтральные среды. Особенно сильно подкисляет среду моховик желто-бурый. Внесение торфа и извести (2,5—5 т/га) в песчаную почву усиливает развитие мицелия свойственных лесным питомникам микоризных грибов.

УДК 634.9 : 631.847.3 + 582.28

Дереворазрушающая активность некоторых базидиальных грибов. Тимофеев А. Ф. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 81—89, рис.—3.

Изучалась дереворазрушающая активность шести видов базидиальных грибов. Установлено, что деструктивная способность этих видов не зависит от скорости роста на питательной среде, а обуславливается типом питания.

Высокую активность проявили грибы-сапротрофы (настоящий и окаймленный трутовики), низкую — паразитные виды (корневая и еловая губки, опенок осенний). Сравнительно активно разрушал древесину микоризный гриб — лаковица розовая.

УДК 634.9 : 631.847.3

К экологии микоризных грибов, растущих на гнилой древесине. Шубин В. И. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 89—97.

Выявлены виды микоризных грибов, растущих на гнилой древесине (пни и валежные стволы) и муравейниках. Установлено, что при росте на гнилой древесине микоризные грибы не теряют связи с растением-хозяином и поэтому их нельзя относить к ксилотрофам. Обсуждаются причины, обуславливающие рост микоризных грибов на древесине.

УДК 582.475 + 634.956.2 : 631.847.3

Влияние сока и водных экстрактов из плодовых тел микоризных грибов на всхожесть семян сосны обыкновенной. Соколов А. И. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 98—103.

Исследовали влияние сока и водных экстрактов из плодовых тел микоризных грибов на всхожесть семян сосны обыкновенной. Большинство из испытанных грибов не оказывали отрицательного действия на прорастание семян. Исключение составляли млечник вялый и лисичка настоящая. Предлагается использовать сок из свежих плодовых тел как индикатор при первичном отборе грибов для искусственной микоризации.

УДК 582.475 : 631.847.3

Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах. Семенов Л. А. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 103—132, рис.—4.

Изучалось разнообразие микориз, встречающихся у сосны обыкновенной в условиях четырех типов леса: сосняка лишайникового, брусничного, сфагнового и елово-соснового травяного типа. Выделено 7 морфологических типов микориз. Даны описания их анатомического строения. Установлено, что цвет инфицирующего корень гриба, а также форма зрелой микоризы в природных условиях достаточно стабильны и могут быть использованы при диагностике.

УДК 582.475 : 631.847.3

Особенности экологии микориз сосны обыкновенной в зависимости от эдафических условий и географической широты. Семенова Л. А. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 133—147, рис.—4.

Приводятся данные по количественному распределению форм микориз сосны по генетическим горизонтам почвы трех типов леса. Рассматривается влияние на микоризный спектр эдафических условий и географической широты. В каждом из типов леса имеется полный набор форм микориз. Их соотношение и приуроченность к почвенным горизонтам аналогичны. Наибольшее разнообразие микориз наблюдается в подстилке. Спектр микориз в подзоле на 90% представлен четковидными и мелкоконзвильстыми формами. Для таежной зоны Европейского Севера отмечено некоторое увеличение плотности микориз на единицу длины корня в направлении с севера на юг. Микоризы из северных мест короче соответствующих типов южных микориз и разветвлены в меньшей степени.

Влияние удобрений на содержание сахаров и микоризообразование у сеянцев сосны обыкновенной. Макаревский М. Ф. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 147—152.

Отмечено, что внесение NPK, NP и PK улучшает рост однолетних сеянцев сосны, а N, P, K, или NK — снижает. Наблюдается обратная корреляция между ростом сеянцев и содержанием сахаров, особенно сильная для олигосахаров. Связи между содержанием сахаров в корнях в летнее время и интенсивностью микоризообразования не обнаружено. Осенью отмечается значительная корреляция между обилием микориз и содержанием моносахаров в корнях.

УДК 582.475+634.956.2 : 631.847.3

Микоризообразование и рост сеянцев сосны в связи с изменением глубины заделки семян на различных агрофонах. Мельничникова З. С. В сб.: Микоризные грибы и микоризы лесобразующих пород Севера. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, 1980, с. 152—162, рис.—3.

Изучались особенности образования микориз на двух разностях почвы (песчаная и супесчаная) при изменении глубины заделки семян и применении различных агротехнических приемов. Глубина заделки семян от 0 до 3 см не оказала определенного влияния на ход микоризообразования. Наиболее интенсивное микоризообразование в посевах сосны первого года отмечено на песчаной почве. Между обилием микориз и весом однолетних сеянцев в большинстве случаев отмечена прямая зависимость, но имеются отклонения, которые можно объяснить угнетающим воздействием гриба-симбионта из-за низкого плодородия почвы.

Содержание

Введение	3
В. И. Шубин. Вопросы микоризообразования в связи с взаимоотношениями почвенных микроорганизмов, задачи исследований	5
Л. С. Козловская. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных с макро- и микромицетами	31
Е. Б. Яковлев. О двукрылых насекомых, связанных с грибами сем. Boletaceae в Карелии	36
С. Н. Кивиниеми. О взаимоотношениях микоризных грибов между собой и с грибами других экологических групп	45
А. И. Соколов. Влияние стерилизации на всхожесть и зараженность микроорганизмами семян сосны обыкновенной	64
Л. В. Еремеева. Влияние pH среды на рост микоризных и сапротрофных грибов	70
А. Ф. Тимофеев. Дереворазрушающая активность некоторых базидиальных грибов	81
В. И. Шубин. К экологии микоризных грибов, растущих на гнилой древесине	89
А. И. Соколов. Влияние сока и водных экстрактов из плодовых тел микоризных грибов на всхожесть семян сосны обыкновенной	98
Л. А. Семенова. Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах	103
Л. А. Семенова. Особенности экологии микориз сосны обыкновенной в зависимости от эдафических условий и географической широты	133
М. Ф. Макаревский. Влияние удобрений на содержание сахаров и микоризообразование у сеянцев сосны обыкновенной	147
З. С. Мельничникова. Микоризообразование и рост сеянцев сосны в связи с изменением глубины заделки семян на различных агрофонах	152
Литература	163
Список латинских названий видов грибов, упомянутых в тексте	180